

Bibliothèque Centrale Muséum



3 3001 00132081 8^e - M. & N., Paris

CONTRIBUTION À L'ÉTUDE DYNAMIQUE DE LA
POPULATION DE *LAGONOSTICTA SENEGALA* L. (ESTRILDIDES)
À RICHARD-TOLL (SÉNÉGAL).
INTERRELATIONS AVEC LE PARASITE
HYPOCHERA CHALYBEATA (Müller) (VIDUINES).

par

Marie-Yvonne MOREL

Chargée de Recherches au C.N.R.S.

SOMMAIRE

REMERCIEMENTS	6
AVANT-PROPOS	7
<i>Chapitre I</i> — GÉNÉRALITÉS	9
A. — Définition géographique et climatique de la région étudiée.....	9
1) Position géographique de Richard-Toll.....	9
2) Climat de Richard-Toll.....	9
B. Biotopes fréquentés par l'Amarante.....	17
C. Définition des espèces étudiées	17
D. Méthodes de travail	20
<i>Chapitre II</i> — STRUCTURE ET DYNAMIQUE DE LA POPULATION D'AMARANTE A RICHARD-TOLL	22
A. Évolution annuelle de la structure de la population.....	22
1) Population juvénile.....	22
2) Population adulte	25
3) Population totale	28



B. Mue de l'Amarante.....	28
1) Chez l'adulte.....	29
2) Chez le juvénile.....	32
C. Dynamique de la reproduction de l'Amarante.....	35
1) Dates de la saison de reproduction.....	36
2) Succession des nidifications.....	36
3) Taille de la ponte.....	42
4) Succès à l'éclosion et à l'envol.....	43
5) Taux de natalité et de productivité.....	44
D. Discussion de quelques-uns des problèmes soulevés.....	46
1) Relation entre mue et reproduction.....	46
2) Causes de mortalité.....	49
3) Déterminisme de la reproduction et de la mue.....	53
4) Concurrence avec les autres oiseaux granivores de la savane.....	57

Chapitre III — PARASITISME DE *LAGONOSTICTA SENEGALA* PAR *HYPOCHERA CHALYBEATA*..... 60

A. Importance du parasitisme à Richard-Toll.....	60
1) A la ponte.....	61
2) A l'éclosion et à l'envol.....	62
B. Conditions du parasitisme.....	63
C. Résultats du parasitisme.....	66
1) Ponte.....	70
a) Distribution des couvées.....	70
b) Réactions mutuelles de l'hôte et du parasite.....	71
2) Éclosion.....	74
a) <i>Lagonosticta senegala</i>	74
1) Succès des couvées à l'éclosion, le comportement incubateur des parents.....	74
2) Succès de l'éclosion des œufs.....	76
Résultats.....	76
Quelques causes de succès.....	76
b) <i>Hypochoera chalybeata</i>	77
Résultats.....	77
Quelques causes des échecs.....	77
3) Envol.....	80
a) <i>Lagonosticta senegala</i>	81
Résultats.....	81
b) <i>Hypochoera chalybeata</i>	83
Résultats.....	83
Discussion.....	84
D. Discussion de quelques-uns des problèmes soulevés.....	87
1) Taille de la ponte en fonction du nombre de jeunes que les parents peuvent nourrir.....	87
2) Hypothèse d'explication pour <i>Lagonosticta senegala</i>	89
3) Quelques traits de la biologie d' <i>Hypochoera chalybeata</i>	90

<i>Chapitre IV</i> — DOCUMENTS ÉTHOLOGIQUES SUR <i>LAGONOSTICTA SENEGALA</i>	91
A. Activités individuelles.....	91
1) Locomotion.....	91
2) Alimentation.....	91
3) Boisson.....	93
4) Frottement du bec.....	93
5) Bain.....	93
6) Bains de soleil.....	93
7) Sommeil.....	93
B. Comportements interindividuels (sauf reproduction).....	94
1) Distance interindividuelle.....	94
2) Combats.....	94
3) Réflexe d'immobilisation.....	95
4) Toilette mutuelle.....	95
5) Émissions sonores.....	96
6) Parade de la plume.....	98
a) Parade typique.....	98
b) Parade incomplète.....	98
C. Comportement reproducteur.....	100
1) Formation et stabilité du couple.....	100
2) Nidification.....	101
a) Situation du nid.....	101
b) Choix de l'emplacement.....	102
c) Forme du nid.....	104
d) Matériaux utilisés.....	106
e) Construction du nid.....	109
f) Utilisation répétée d'un même nid.....	113
3) Accouplement.....	115
4) Ponte.....	116
5) Incubation.....	117
6) Éclosion des œufs.....	119
7) Rapports entre parents et jeunes.....	120
a) Comportement pendant la période du nid.....	120
1) Fréquence des nourrissages.....	120
2) Modalités du nourrissage.....	123
3) Reconnaissance réciproque des parents et des jeunes.....	125
4) Soins de propreté du nid.....	125
5) Comportement du couple devant un nid déplacé ou détruit.....	125
6) Croissance et régime de l'oisillon.....	126
b) Comportement à l'envol et après.....	129
1) Modalités du départ.....	129
2) Reconnaissance auditive et visuelle.....	131
3) Évolution des comportements après l'envol.....	132
CONCLUSION.....	136
RÉSUMÉ.....	143
ENGLISH SUMMARY.....	148
BIBLIOGRAPHIE.....	152

REMERCIEMENTS

C'est un plaisir pour moi de remercier :

Monsieur le Professeur Richard, de la Faculté des Sciences de Rennes de l'honneur qu'il nous a fait en présidant le jury de notre thèse et pour sa contribution à la rédaction du manuscrit ;

les autres Membres du jury, Messieurs Villeret, Professeur à la Faculté des Sciences de Rennes, Dorst, Professeur au Muséum National d'Histoire Naturelle et Bourlière, Professeur à la Faculté de Médecine de Paris, qui ne cessa de nous conseiller et de nous encourager depuis notre arrivée à Richard-Toll, en 1954 ;

Messieurs les Membres de la Commission de Biologie Animale du Centre National de la Recherche Scientifique et, en particulier, Monsieur P. Pesson, Professeur à l'Institut National Agronomique de Paris et Monsieur H. Saint-Girons, Directeur de Recherches au C.N.R.S., pour leur compréhension des difficultés rencontrées au cours de ce travail ;

Monsieur H. Friedmann, Directeur du Muséum de Los Angeles, Monsieur le Professeur et Madame Collias (Los Angeles), Messieurs les Professeurs Marler (New-York) et Crook (Bristol) pour les fructueuses discussions que nous avons eues avec eux ;

Monsieur R. Roy, Agrégé de Sciences Naturelles, Chargé des Publications à l'I.F.A.N. (Dakar), dont les conseils nous furent utiles pour l'établissement des tableaux et des graphiques ainsi que Monsieur Comes, Chef du Service Cartographique de l'I.F.A.N. ;

Monsieur P. L. Giffard, Directeur du Centre Technique Forestier Tropical, Centre du Sénégal (Dakar), pour les facilités de secrétariat qu'il nous a données ;

le Centre National de la Recherche Scientifique qui subventionna le travail et l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer qui nous accueillit dans sa Station d'Ornithologie à Richard-Toll ;

tous ceux, enfin, qui ont facilité le piégeage des oiseaux et la recherche des nids dans leurs concessions à Richard-Toll.

AVANT PROPOS

Le présent travail se propose d'étudier quelques-uns des problèmes posés par la vie d'un petit Passereau tropical, *Lagonosticta senegala* (L.) ou Amarante des oisieliers, dans son habitat. Il est fondé sur dix années d'observations menées exclusivement sur le terrain dans une petite localité de la République du Sénégal, Richard-Toll, où nous résidons presque continuellement depuis 1954 et où cet oiseau est très commun. Il est bien connu des Ouolofs sous le nom de Ramatou.

La sédentarité et l'anthropophilie de l'Amarante nous permirent de tirer le maximum de profit des renseignements recueillis par les méthodes classiquement employées dans ce genre de recherches : observations à la jumelle, piégeage et marquage des oiseaux, recherche des nids.

Malgré sa petite taille, l'Amarante s'observe aisément dans les cours et les jardins, qu'il fréquente avec beaucoup d'assiduité. Les observations à la jumelle et l'écoute des différents cris, répétées tous les jours pendant des années, nous ont servi à tracer un portrait de cet oiseau et à décrire ses activités. Le piégeage de l'Amarante à l'aide de nasses et de filets japonais, poursuivi lui aussi quotidiennement pendant des années, a procuré des milliers d'individus qui furent hagués avant d'être relâchés et qui souvent furent contrôlés par la suite. L'existence d'un dimorphisme sexuel et d'un plumage juvénile différent du plumage adulte facilita grandement l'identification des oiseaux capturés, en permettant de connaître leur sexe et leur âge. Grâce à l'examen du plumage de l'animal tenu en main, après sa capture et avant son relâcher, nous avons suivi le déroulement de la mue chez les juvéniles et les adultes. À l'égard de celle-ci, les juvéniles présentent un comportement curieux qu'il fallait élucider : quoique nés à des mois différents, ils achèvent tous leur mue en même temps et parviennent ainsi à s'aligner sur le cycle des adultes au cours de la première année. La mue des adultes, de son côté, posait aussi un problème en rapport avec la reproduction.

Le taux de renouvellement de cette population avienne à Richard-Toll put être calculé à partir des données fournies par les contrôles des individus. Ce taux de renouvellement est une question de grande importance ; mais, alors qu'il est actuellement connu pour bon nombre d'espèces des latitudes tempérées, il est pratiquement ignoré pour les espèces tropicales.

La plus grande difficulté de ce travail tint à la nidification de l'Amarante : certes, les nids sont assez faciles à trouver dans les habitations humaines où ils sont construits, mais notre but était plus ambitieux : nous voulions suivre pendant toute une saison de reproduction, qui dure un peu plus de neuf mois, une population nidificatrice d'Amarante, dans l'espoir que, parmi les centaines de parents hagués sur les nids, quelques-uns seraient capturés à chacune de leurs nidifications. Après plusieurs années de prospection, nous trouvâmes enfin le village répondant parfaitement aux conditions requises : de nombreuses maisons traditionnelles, serrées les unes contre les autres et où nous pouvions pénétrer à tout moment grâce à un accueil compréhensif de la part des villageois qui veillèrent d'ailleurs à ce qu'aucun nid ne fût détruit entre nos visites. Les informations obtenues donnent la fréquence avec laquelle un couple se reproduit pendant une année, le comportement nidificateur des adultes et le taux de succès à l'envol.

L'Amarante offre encore un autre sujet de curiosité : un parasitisme d'un genre un peu spécial, puisque le parasite, *Hypochoera c. cholybeata* (Müller) ou Combasson du Sénégal, ne détruit ni les œufs, ni les poussins de son hôte et qu'il oblige ainsi ce dernier à élever en même temps les jeunes des deux espèces.

Fautes d'études comparatives menées sous d'autres latitudes, il est impossible de dire pour l'instant si les conclusions données dans ce travail caractérisent *Lagonosticta senegala* et *Hypocheira chalybeata* en général ou si au contraire elles reflètent les conditions particulières offertes par Richard-Toll qui se trouve situé à la limite septentrionale de l'aire géographique de ces espèces.

O.R.S.T.O.M., Station d'Écologie,
Richard-Toll, février 1970

CHAPITRE I

GÉNÉRALITÉS

A. — DÉFINITION GÉOGRAPHIQUE ET CLIMATIQUE DE LA RÉGION ÉTUDIÉE

1. *Position géographique de Richard-Toll.*

Richard-Toll (16°25'N — 15°42'W), République du Sénégal, est situé en zone tropicale éthiopienne, à 800 km environ au sud du Tropique du Cancer, en région sabélienne. Il jouit de la proximité du littoral atlantique (à moins de 100 km à l'ouest) et de sa situation sur la rive gauche du fleuve Sénégal, à une altitude très faible : 6 mètres au-dessus du niveau de la mer. Localité fameuse dans les annales de la botanique Ouest-Africaine (Richard-Toll veut dire en oulof « Le Jardin de Richard », allusion au fameux jardin d'essais établi au début du XIX^e siècle par Richard près de la Résidence située sur une île de la Taoué), c'est actuellement une agglomération de 4000 personnes environ vivant de la culture industrielle du riz. La plupart des habitations sont encore des huttes traditionnelles, bien qu'il existe quelques constructions de style européen, des entrepôts et des hangars (fig. 1 et 2).

2. *Climat de Richard-Toll.*

Le climat de Richard-Toll (fig. 3) se caractérise par les moyennes annuelles suivantes : température 27,5°C et pluviosité 317 mm. Ces moyennes générales reflètent mal l'originalité de ce climat qui tient à deux points : variations importantes des températures mensuelles et courte saison des pluies (« en été »*, de juillet à octobre). Il importe également de noter que le soleil passe au zénith les 7 mai et 8 août.

Durée de l'éclairement journalier : les tableau 1 et figure 3 indiquent la durée de l'éclairement journalier. Il existe une différence non négligeable de deux heures entre les jours les plus longs (21 juin, 13 h. 06) et les jours les plus courts (21 décembre, 11 h. 06).

Variations des températures en cours d'année : le tableau 2a, donnant les températures moyennes mensuelles, montre qu'elles passent par un minimum (24°C) pendant les mois d'« hiver » (de décembre à février) et atteignent leur maximum (30°C) en juin.

L'examen des températures moyennes diurnes et nocturnes, consignées dans les tableaux 2b et 2c et la figure 3 fournit une idée de leurs variations annuelles. Leurs points le plus bas s'enregistrent en « hiver » (décembre et janvier : 15°C et 31°C). Les températures *diurnes* (moyenne des maximums) passent par deux maximums, l'un au « printemps » avant la saison des pluies (mai et juin : 39°C), l'autre après celle-ci (octobre : 35°C). Les températures *nocturnes* (moyennes des minimums) sont les plus élevées en été (août et septembre : 24°C) au moment de la saison des pluies. Il en résulte que les écarts entre températures diurnes et nocturnes (tableau 2d) sont eux-mêmes sujets à variation : maximum en avril (20,7°C) et minimum en septembre (10,3°C).

* Les termes « printemps, été » sont pris dans un sens purement chronologique pour mieux permettre la comparaison avec les régions tempérées boréales.



Fig. 1. Carte de l'Afrique Occidentale



FIGURE 2. — Photographie aérienne de Richard-Toll.
(avec l'autorisation de l'IGN).



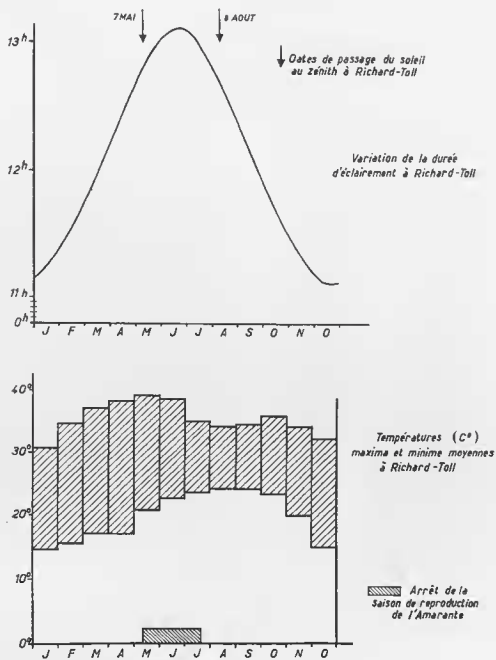


Fig. 3

TABLEAU I
HEURES DU LEVER ET DU COUCHER DU SOLEIL A RICHARD-TQLL
POUR 1964

Nota. - Ces heures sont exprimées en temps universel (T. U.)

	lever	Coucher	Durée d'éclaircissement
1er Janvier	7 ^h 32 ^m	18 ^h 40 ^m	11,08h
15 Janvier	7, 36	18, 48	11, 12
1er Février	7, 35	18, 57	11, 22
15 Février	7, 29	19, 05	11, 36
1er Mars	7, 21	19, 09	11, 48
15 Mars	7, 12	19, 12	12
1er Avril	6, 59	19, 15	12, 16
15 Avril	6, 49	19, 17	2, 28
1er Mai	6, 39	19, 21	12, 42
15 Mai	6, 33	19, 25	12, 52
1er Juin	6, 30	19, 30	13
15 Juin	6, 30	19, 36	13, 06
1er Juillet	6, 34	19, 38	14, 04
15 Juillet	6, 39	19, 39	13
1er Août	6, 44	19, 34	12, 50
15 Août	6, 48	19, 26	12, 38
1er Septembre	6, 51	19, 15	12, 24
15 Septembre	6, 52	19, 04	12, 12
1er Octobre	6, 53	18, 51	11, 58
15 Octobre	6, 55	18, 41	11, 46
1er Novembre	7, 01	18, 31	11, 30
15 Novembre	7, 07	18, 27	11, 20
1er Décembre	7, 17	18, 27	11, 10
15 Décembre	7, 25	18, 31	11, 06
31 Décembre	7, 32	18, 40	11, 08

TABLEAU 2/a

TEMPERATURES MENSUELLES MOYENNES (en °C.)
à RICHARD-TOLL
entre 1957 et 1964

Mois	Années	1957	1958	1959	1960	1961	1962	1963	1964	Moyennes mensuelles
Janvier	-	24,0	22,9	24,9	21,5	-	24,6	23,5		23,4
Février	-	24,5	23,2	25,4	23,8	23,9	26,2	26,5		24,8
Mars	-	28,6	26,0	25,5	25,2	26,2	28,6	28,2		27,0
Avril	-	29,1	28,3	28,1	28,2	27,5	27,6	28,4		28,1
Mai	-	31,4	28,7	30,3	28,0	29,7	29,6	30,5		29,7
Juin	-	31,2	30,6	30,6	31,2	29,8	31,0	30,6		30,7
Juillet	28,5	30,4	29,5	29,4	29,3	30,2	39,8	29,8		29,4
Août	28,7	29,7	28,2	29,5	28,4	29,6	29,9	28,6		29,0
Septembre	29,2	30,4	29,1	29,2	-	29,6	30,5	28,6		29,5
Octobre	28,8	29,3	28,1	26,3	-	30,4	28,8	29,2		28,7
Novembre	26,4	27,8	25,7	26,9	-	28,1	28,6	27,2		27,4
Décembre	23,7	24,6	22,1	22,6	-	24	22,6	-		23,2
Moyenne annuelle		28,4	26,8	27,3			28,1			27,5

TABLEAU 2/b

TEMPERATURES MINIMALES MOYENNES ENREGISTREES
à RICHARD-TOLL entre 1957 et 1965

Mois	1957	1958	1959	1960	1961	1962	1963	1964	1965	moy. mens.
Janvier	-	15,2	14,8	14,0	13,2	-	16,5	15,7	13,7	14,7
Février	-	15,9	14,2	15,4	14,0	16,6	18,4	17,2	15,9	15,9
Mars	-	17,9	17,0	15,0	16,1	16,8	19,4	18,1	17,7	17,4
Avril	-	18,3	16,6	17,6	16,3	17,6	17,8	19,5	16,9	17,5
Mai	-	23,1	21,9	19,9	19,3	19,8	20,1	22,5	19,4	20,7
Juin	-	22,9	21,9	21,3	25,3	21,7	22,6	23,2	-	22,7
Juillet	22,8	24,0	23,6	23,5	22,7	24,7	24,5	24,6	-	23,8
Août	23,4	23,4	23,6	24,0	24,1	25,2	25,1	24,2	-	24,1
Septembre	24,0	24,3	23,2	23,5	-	24,8	25,0	24,5	-	24,1
Octobre	23,3	23,0	26,2	22,1	-	24,3	23,9	23,3	-	23,7
Novembre	20,2	21,1	17,7	17,4	-	22,2	20,8	21,3	--	20,1
Décembre	17,1	16,1	14,0	13,7	-	14,1	14,8	-	-	15,5
Moyenne annuelle	-	21,8	19,2	19,0	-	-	20,7	-	-	20,0

TABLEAU 2/c

TEMPERATURES MAXIMALES MOYENNES ENREGISTREES
à RICHARD-TOLL entre 1957 et 1965

Mois	1957	1958	1959	1960	1961	1962	1963	1964	1965	Moy. mens.
Janvier	-	32,9	31,0	31,9	29,9	-	32,7	31,3	27,7	31,0
Février	-	33,2	32,2	35,4	33,6	31,3	34,1	35,9	32,6	34,7
Mars	-	39,3	35,0	36,0	35,8	36,7	37,8	38,4	37,8	37,1
Avril	-	39,9	40,0	36,6	40,2	37,4	37,5	37,4	37,2	38,2
Mai	-	39,8	37,5	40,8	36,8	39,7	39,2	38,8	40,4	39,1
Juin	-	39,5	39,3	40,0	37,2	37,9	39,4	38,0	-	38,7
Juillet	34,3	36,8	35,4	35,3	33,9	35,7	35,2	35,1	-	35,2
Août	34,1	38,0	32,8	35,1	32,8	34,0	34,7	33,1	-	34,4
Septembre	34,5	36,5	35,1	34,9	-	34,4	36,0	32,8	-	34,8
Octobre	34,3	35,7	38,0	38,5	-	36,6	33,8	35,1	-	36,0
Novembre	32,6	34,5	33,8	36,5	-	34,1	36,4	33,1	-	34,4
Décembre	30,4	29,2	30,3	31,6	-	30,6	30,5	-	-	30,4
Moyenne annuelle	-	36,2	35,0	35,9	-	-	35,6	-	-	35,3

TABLEAU 2/d

VARIATIONS DES ECARTS DE TEMPERATURES DIURNES
ET NOCTURNES AU COURS DE L'ANNEE
à RICHARD-TOLL

Mois de l'année	Températures maximales moyennes	Températures minimales moyennes	Ecart entre ces deux moyennes
Janvier	<u>31,0</u>	<u>14,7</u>	16,3
Février	34,7	15,9	18,8
Mars	37,1	17,4	19,7
Avril	38,2	17,5	<u>20,7</u>
Mai	<u>39,1</u>	20,7	18,4
Juin	<u>38,7</u>	22,7	16,0
Juillet	35,2	23,8	11,4
Août	34,4	<u>24,1</u>	<u>10,3</u>
Septembre	34,8	<u>24,1</u>	10,7
Octobre	<u>36,0</u>	23,7	12,3
Novembre	34,4	20,1	14,3
Décembre	<u>30,4</u>	<u>15,5</u>	14,9
Moyenne annuelle	35,3	20,0	15,3

TABLEAU 3

PLUVIOMETRIE POUR LES ANNEES 1953 à 1964 à RICHARD-TOLL.

Mois Années	JUIN mm Nbre de jours	JUILLET mm Nbre de jours	AOUT mm Nbre de jours	SEPTEMBRE mm Nbre de jours	OCTOBRE mm Nbre de jours	Autres mois mm Nbre de jours	Hau- teur totale	Nbre total de jours
1953	18,9 3	85,7 6	71,4 8	114,3 10	57,9 3	- 0	384,2	30
1954	1,8 1	30,6 2	231,6 13	- 0	- 0	12,4 3	276,4	19
1955	82,9 4	91,0 6	80,7 12	123,5 6	24,0 1	- 0	402,1	29
1956	29,0 2	42,5 7	212,0 10	36,7 3	- 0	43,5 7	363,7	29
1957	12,0 4	13,0 3	275,8 10	60,8 5	71,4 7	4,6 4	437,6	33
1958	0,3 1	77,1 3	235,1 11	3,1 1	- 0	- 0	315,6	16
1959	32,3 4	35,9 2	45,7 7	84,2 8	- 0	- 0	198,1	21
1960	90,5 4	86,6 8	164,3 6	2,5 1	- 0	- 0	343,9	19
1961	9,8 2	45,6 4	59,9 7	213,3 6	0,7 1	- 0	329,3	20
1962	5,3 1	12,4 2	117,5 11	10,0 2	32,5 3	- 0	177,7	19
1963	- 0	69,1 6	48,5 5	84,0 7	91,5 7	- 0	293,1	25
1964	- 0	74,7 5	144,0 11	76,1 8	0,5 1	- 0	295,3	25

N. B. - En 1956 et 57 les pluies de saison sèche ont eu lieu en décembre alors qu'en 1954 elles avaient eu lieu en février.

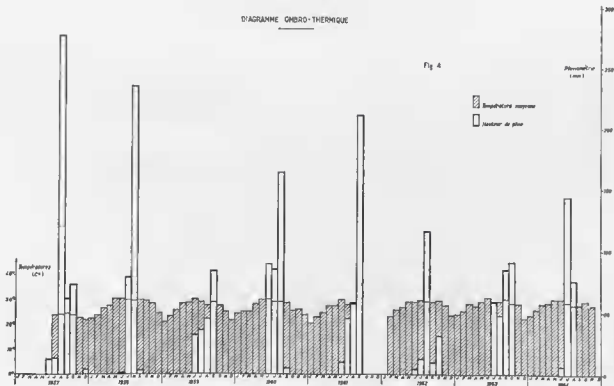


FIG. 4.

Régime des pluies : les pluies tombent *seulement* en été (de juin à octobre), déterminant une *seule* saison humide qui se présente différemment suivant les années (tableau 3 et figures 4 et 5). Il pleut toujours en juillet et en août, souvent en septembre. La pluviosité varie du simple au double avec les années : minimum en 1962 avec 177 mm et maximum en 1957 avec 442 mm. Le nombre de jours de pluies n'est pas plus constant : il oscille entre un minimum de 16 jours et un maximum de 33 jours. Hauteur des pluies et nombre de jours de pluies ne présentent aucune concordance : en 1959 et 1962, il y eut approximativement un nombre identique de jours de pluie, en même temps qu'une pluviosité très différente.

L'étude de ces éléments climatiques fait ressortir que, contrairement aux régions paléarctiques, le *printemps* est à Richard-Toll la saison la plus défavorisée : les températures sont excessives, les points d'eau rares, la végétation appauvrie. L'*automne* est, en revanche, une période privilégiée : la faible

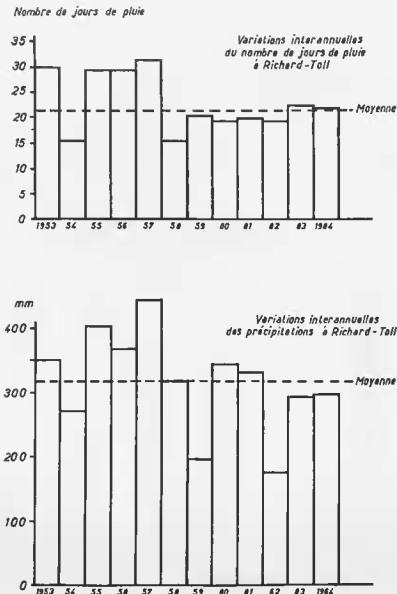


Fig. 5

durée de l'éclairement est compensée par des températures relativement fraîches, par un tapis herbacé encore abondant qui s'est développé à la faveur des pluies récentes et par les nombreuses flaques laissées par les pluies et la crue du fleuve (celle-ci a lieu à la fin de la saison humide).

B. — BIOTOPES FRÉQUENTÉS PAR L'AMARANTE

Les biotopes naturels occupés par l'Amarante sont constitués par les forêts inondées lors de la crue du Sénégal et où poussent principalement *Acacia nilotica*, *Ziziphus mucronata* et *Salvadora persica*; par la savane arbustive où dominent *Balanites aegyptiaca*, *Acacia tortilis*, *Acacia senegal* et *Acacia seyal*, enfin par les bords des mares où croissent *Typha* sp. et *Tamarix* sp. Le sol est recouvert d'un tapis graminéen (*Panicum* sp., *Brachiaria* sp., *Dactyloctenium aegyptiacum* sp.).

Outre ces biotopes naturels, l'Amarante vit dans les agglomérations, en particulier les villages traditionnels et les jardins. La seule limite imposée à son commensalisme humain est la possibilité de trouver, à proximité, des graines sauvages. Ceci expliquerait qu'il est absent du centre des grandes villes (Saint-Louis, Dakar) mais déjà à leur périphérie.

Remarquons enfin que l'Amarante partage ces biotopes avec d'autres Estrildidés : *Ortygospiza atricollis*, *Estrilda troglodytes*, *E. subflava*, *Uraeginthus bengalus*, *Euodice cantans*. Il est cependant seul à nicher dans les habitations humaines. L'utilisation du biotope par l'Amarante est directement liée à l'intrication des facteurs thermique, hygrométrique et d'ensoleillement. Nous avons déjà souligné que l'Amarante se tient toujours dans des endroits couverts. Il semble mal supporter l'ensoleillement, ce qui réduit considérablement les périodes d'alimentation dans son cycle nyctéméral et ce qui donne un caractère particulier à son cycle annuel.

C. — DÉFINITION DES ESPÈCES ÉTUDIÉES

Lagonosticta senegala.

Des neuf races de *Lagonosticta senegala* recensées pour l'Afrique intertropicale et acceptées par le *Systema avium*, c'est la race nominale qui est connue au Sénégal. Elle fut décrite pour la première fois en 1766 sous le nom de *Fringilla senegala* par Linné. Elle fut l'objet d'une planche dans les « Oiseaux chanteurs » de Vieillot (1790). Sharpe (1890) en modifia le nom et l'appela *Lagonosticta*. Cette dénomination est discutée depuis que Delacour (1936) groupa dans le genre *Estrilda* plusieurs groupes jusqu'alors séparés : *Lagonosticta*, qui était l'un deux, passa au rang de sous-genre dans le nouvel arrangement proposé. Ce point de vue ne fut toutefois pas retenu par les systématiciens contemporains : Wolters (1957), Steiner (1960) et Harrison (1962) rétablirent le genre *Lagonosticta*. Dans la classification de Wolters, *Lagonosticta senegala* est classé dans le sous-genre *Rhodopyga*. White (1963) sépare lui aussi *Lagonosticta* du genre *Estrilda*, mais uniquement pour des raisons de commodité. Par sa coloration et son aspect général, le genre *Lagonosticta* se distingue nettement des autres genres et répond bien au nom anglais qui lui est donné « Fire-finch ».

Le rattachement de ce genre à la famille des Estrildidés fut l'objet d'hésitations analogues : *Lagonosticta* fut tout d'abord rangé parmi les Fringillidés, puis, en 1847, détaché, en même temps qu'un groupe d'oiseaux avec lesquels il présentait beaucoup d'affinités, et placé par Cabanis dans une sous-famille, nouvellement créée, les Estrildinés ou Spermestinés, elle-même subdivision de la famille des Ploécidés. Cette opinion fut, par la suite, reprise par tous les auteurs, en particulier Chapin (1917) et Delacour (1936). Chapin, bien qu'il ait reconnu cette sous-famille, n'avait pas manqué de faire remarquer les différences entre Ploécidés et Estrildinés.

Il fallut attendre 1953 pour que Beecher considère que ces dernières étaient suffisamment importantes pour définir une famille : celle-ci est appelée, selon les auteurs, Spermestidés (Steiner, 1955 et 1960; Ziswiler, 1959; Immelmann, 1959) ou Estrildidés (Beecher, 1953; Tordoff, 1954). White, toutefois, maintient les Estrildinés dans la famille des Ploécidés en leur donnant le rang de sous-famille.

Tout bien pesé, l'oiseau que nous avons étudié à Richard-Toll est un *Lagonosticta senegala senegala* (L.) de la tribu des Estrilidés et de la famille des Estrilidés. Son nom vernaculaire est : *Amarante* en français et *Ramatou* en oulof.

Distribution Géographique : La distribution géographique de cet oiseau est connue par les récits de voyages d'ornithologues en Afrique Occidentale (Adanson, 1757 ; Desfontaines, 1789 ; de Rochebrune, 1884 ; Shelley, 1896 ; Reichenow, 1902 ; Bates, 1930). La race nominale est répandue du Sénégal au Nigéria et dans les îles du Cap-Vert. Elle est connue au Mali (Malzy, 1962), dans les villes côtières du Sierra-Leone et du Ghana (Bannermann, 1949) et je l'ai observée dans celle de Saint-Louis et de Dakar. Sa limite géographique a été récemment remontée légèrement vers le Nord, et à présent, elle coïncide approximativement avec celle de la zone sahélienne située, pour la région s'étendant de l'Atlantique à l'Afr, entre les latitudes 18° et 20° (Heim de Balsac et Mayaud, 1962). En Mauritanie, cette race reste un peu en-deçà de cette frontière et ne dépasse pas la hauteur du Lac de R'Kiz (17°N. 15° 50' W). Plus à l'Est, elle atteint ou même dépasse cette ligne théorique : parties méridionales des massifs de l'Ennedi (17° N. 22 à 24° E.), du Borkou (18° à 19° N. 18° à 20° 30' E.) et de l'Afr (17° 21' N. 7° 40' E.). Enfin, cet oiseau a été récemment introduit (vers 1940) dans le Hoggar à Tamanrasset (22° 50' N. 5° 31' E.) où il prolifère actuellement (Lacnen, 1940, Etcheopar et Hôe, 1964).

Description :

PLUMAGES. L'Amarante revêt successivement trois plumages : le duvet néoptile, le plumage juvénile et le plumage adulte. Seuls, les adultes présentent un dimorphisme sexuel. Il n'y a pas de dimorphisme saisonnier.

Le duvet néoptile : L'Amarante naît, le corps recouvert d'un duvet blanc. Dans la famille des Estrilidés, ce caractère n'a aucune valeur systématique. D'autres espèces naissent nues — telle *Estrilda troglodytes* à Richard-Toll.

Le plumage juvénile : Il ressemble à celui de la femelle adulte ; il s'en différencie par la couleur du bec qui est noir, par l'absence de tache rouge devant l'œil et de punctuations sur les flancs.

Le plumage adulte.

Le Mâle : tête rouge carmin, passant au brun jaune-rosâtre en arrière sur le manteau et le dos. Croupion et sus-caudales rouge carmin. Ailes brunes à couvertures lavées de rouge. Rectrices noires lavées de rouge sur les côtés et à la base. Dessous rouge, sauf le milieu du ventre, les cuisses et les sous-caudales qui sont brun-ocreux, les côtés du corps et les flancs étant teintés de rouge. Plusieurs très petites taches blanches sur les côtés de la poitrine.

La Femelle : plumage brun-marron dessus, brun-jaunâtre dessous, marqué de rouge seulement en avant de l'œil et au niveau des sus-caudales. Iris brun ou brun rougeâtre. Bordure des paupières jaune chez le mâle et grise chez la femelle. Bec rose-rouge, plus gris à la base, culmen et gonyx noirs. *Mesures moyennes* (en mm) mâle et femelle : 80-90 ; ailes : mâle : 47-51 ; femelle : 45-51 ; queue : mâle : 32-35 ; femelle 31-37 ; tarses : 42-13 mm.

NOTA. — Quelques individus de cette race portent au lieu d'un plumage rouge, un plumage orange (Boosery, 1962). Un exemplaire a été trouvé dans la région de Kédougou (12° 30' N. 13° 50' W.) et figure maintenant dans la collection de la Station d'Ornithologie de Richard-Toll. Il s'agirait là d'une véritable mutation, et non d'un accident de malnutrition (Harrison. comm. pers.).

Un des caractères de plumage adulte de l'Amarante est l'existence de *plumes ponctuées de blanc sur les flancs et la poitrine*. A Richard-Toll, le nombre de ces plumes varie d'un individu à l'autre et peut même devenir nul chez quelques-uns. Chez le mâle, ces plumes sont habituellement localisées sur les flancs alors que chez la femelle elles peuvent décorer également la poitrine. Les dessins portés par ces plumes se présentent sous forme de taches circulaires blanches, plus petites chez le mâle que chez la femelle. Chez le mâle, ils sont *tantôt doubles*, disposés symétriquement par rapport au rachis, *tantôt uniques*, par disparition de l'autre point ou très rarement *jumelés*, mais de taille différente. Chez la femelle, ces taches sont généralement doubles.

Cette description ne correspond pas exactement à celle qu'a donnée Harrison (1963) d'après les peaux conservées au British Museum, la plupart appartenant, il est vrai, aux races orientales, en particulier à *L. s. ruberrima*. « Males of *Lagonosticta senegala* have a few tiny spots and these are single, the other spot having disappeared ». Il semblerait que chez la race la plus occidentale, les taches jumelées soient de règle. Par conséquent, les mâles de *Lagonosticta senegala* montrent un large éventail de types (pattern) de plumage allant des taches jumelées à leur disparition complète.

Dans la famille des Estrildidés, ces marques sont largement répandues et ont même une valeur spécifique. Elles se présentent de deux façons, soit comme de fines barres, soit comme des taches circulaires variant par leur nombre et leur taille. Les systématiciens admettent que les marques ponctuées sont devenues des signaux de reconnaissance entre espèces et indiqueraient, de ce fait, une évolution plus avancée que les dessins barrés (Wolters, 1944; Harrison, 1963). La pigmentation d'un modèle initial barré aurait été modifiée en même temps que son arrangement serait devenu de plus en plus complexe. Cette hypothèse présente l'avantage de suggérer des filiations dans une même tribu et des comparaisons entre tribus. Dans le genre *Lagonosticta*, on peut ainsi suivre, d'une espèce à l'autre, la réduction du modèle ponctué. Ce genre lui-même trouve sa place à l'intérieur d'une série évolutive où *Estrilda astrild* serait la forme primitive au plumage barré. Enfin, l'espèce *Lagonosticta senegala* serait analogue à une espèce australienne de la tribu des Erythruridés, *Poëphila phaeon* : identité de la coloration générale du plumage, de la ponctuation des plumes et du mode d'acquisition de celle-ci. Seule, la forme de la queue diffère dans ces deux espèces, mais ce caractère n'a, dans cette famille, aucune valeur systématique (Harrison, 1963). Cette ressemblance serait due à un phénomène de convergence : les espèces africaines et australiennes, ayant une origine génétique commune, auraient évolué parallèlement sous la pression exercée sur elle par des milieux similaires (Harrison, 1967).

Hypochera chalybeata

C'est la race nominale qui est connue au Sénégal. Elle fut décrite pour la première fois en 1776 par Müller sous la désignation *Fringilla chalybeata*; son nom fut ensuite changé plusieurs fois : il devint *Hypochera aena* en 1890 avec Sharpe, *H. chalybeata* en 1904 avec Reichenow et enfin *Vidua chalybeata* en 1934 avec Delacour et Edmond-Blanc. Depuis lors, les systématiciens, hormis Bannerinn (1949) et Nicolaï (1964), se rallient à l'opinion de Delacour qui groupe, malgré la différence de la longueur des rectrices médianes du mâle en tenue nuptiale, *Vidua* et *Hypochera* dans le même genre, à l'intérieur duquel sont créés deux sous-genres : *Vidua* et *Hypochera*.

Le genre *Vidua* est placé parmi les Viduinés, sous-famille exclusivement éthiopienne, uniquement composée d'oiseaux parasites. Sa position systématique reste encore discutée de nos jours. Les Viduinés furent tout d'abord classés dans la famille des Plocidés où ils formaient une sous-famille à côté des Spermestinés et des Plocéinés (Shelley, 1880); en 1913, Reichenow rattacha les Viduinés aux Estrildinés (ou Spermestinés); puis, en 1929, Neunzig détacha les Viduinés des Estrildinés et les plaça à côté des Plocéinés. A l'heure actuelle, il y a les tenants de ces deux positions : pour Beecher (1953) qui considère que les Estrildinés forment une famille indépendante, les Viduinés seraient des Plocéidés typiques; pour Wolters (1957), les Viduinés seraient au contraire une sous-famille des Estrildidés. Friedmann (1960) pensant que les Viduinés ont des liens avec les Estrildinés mais aussi avec les Plocéinés, préférerait que les Estrildinés et les Viduinés restent attachés aux Plocéidés. Nicolaï (1964) reconnaît la famille des Estrildidés et place les Viduinés dans les Plocéidés à côté des Euplectinés. White (1963) se range à cette opinion.

Le sous-genre *Hypochera* pose à son tour un difficile problème aux systématiciens, car les femelles des différentes espèces présentent une grande similitude de plumage alors que les mâles en plumage nuptial montrent eux de légères variations dans la couleur du plumage, du bec et des pattes et dans la taille : Friedmann (1960) compte au moins dix formes morphologiquement différentes.

L'arrangement proposé par Delacour (1951) et accepté de Friedmann (1960) reconnaît trois espèces : *amauropteryx*, *chalybeata* et *funerea*; Wolters (1960) n'en accepte plus que deux : *chalybeata* et *funerea*; Nicolaï (1964) au moins deux : *chalybeata* et *nigerrima* et sans doute plus; Traylor (1966) enfin une seule : *chalybeata*, avec, toutefois, beaucoup de restrictions car selon lui, aucune classification ne permet de

rendre compte actuellement des deux faits suivants : la coexistence de deux taxons dans l'Afrique au sud de l'Équateur et de trois, au nord de l'Équateur, sans croisement possible, alors que des formes hybrides entre ces différents taxons s'observent dans le centre de l'Afrique.

Plus récemment, Payne (1968) a proposé une classification basée sur les caractéristiques du chant du mâle : appartiennent à la même espèce les mâles qui miment la même espèce d'Estrildidés, ce qui conduit cet auteur à admettre l'existence de quatre espèces, au moins, d'*Hypochera* pour l'Ouest africain : *chalybeata*, *camerunensis*, *wilsoni* et *funerea*.

Les peaux collectées à Richard-Toll et aimablement examinées par le Professeur Berlioz (Paris) et Traylor (Chicago) appartiennent à une seule race : *Hypochera chalybeata chalybeata*. Celle-ci se distingue des autres races d'*Hypochera* par les ailes noires et la coloration irisée bleu nuit ou verte du mâle en tenue nuptiale. Sur la vingtaine de peaux adressées au Dr Traylor, celui-ci note des variations individuelles considérables dans l'intensité des reflets bleus ou verts en même temps que tous les intermédiaires entre ces deux reflets.

Distribution géographique.

Hypochera chalybeata habite les steppes boisées qui s'étendent à l'ouest du Mali, c'est-à-dire essentiellement du Sénégal à la Sierra-Leone (Traylor, 1966), sans que sa distribution soit nettement connue : il semble bien que sa limite septentrionale coïncide avec la vallée du Sénégal.

Description.

Le Combassou du Sénégal se caractérise par un dimorphisme sexuel et saisonnier très accentué en même temps que par une ressemblance étonnante de ses juvéniles avec ceux de son hôte.

Mâle en plumage nuptial : tête et corps, scapulaires et tertiaires noires avec reflets veloutés bleus ou verts ; touffe cachée de plumes blanches de chaque côté du croupion ; rémiges et rectrices noires ; sous-alaires claires tachées de brun ; bec chair ; pattes rose-orangé ; iris brun. Mesures en mm : aile : 59-65, queue : 36-40, culmen à partir de la base : 9,4-10,8 et tarse : 12,5-13,5.

(Pour Traylor, la longueur de l'aile est comprise entre 62 et 66 mm avec une moyenne de 63,8 — 21 échantillons. A Richard-Toll, la moyenne sur 22 spécimens est seulement de 63,3 mm).

Mâle en plumage d'éclipse : front, milieu de la couronne, lores et large sourcil chamois clair ; côtés de la tête, joues, gorge, poitrine et flancs cannelle clair ; ventre et sous-caudales blancs ; dessus de la tête, nuque, manteau et sus-alaires striés brun foncé ; plumes aux liserés chamois ou cannelle et centre marron foncé ; dos, croupion et sus-caudales striés brun clair avec liseré brun-olivâtre clair et centre brun olivâtre foncé ; rémiges et rectrices brun foncé avec liseré chamois.

Femelles adultes : se distinguent des mâles adultes en plumage d'éclipse par une couleur générale plus claire, une gorge et une poitrine tirant davantage sur le gris que sur le brun.

Dimensions (en mm) : aile : 58-62 ; queue : 34-37,5 ; culmen à partir de la base : 9-10,3 ; tarses : 12-13.

Jeunes (sexes semblables) : semblables aux femelles adultes, mais dessus très légèrement plus roux ; liserés des plumes du dos, des sus-alaires et des rémiges légèrement plus pâles, roux-olivâtre ; joues, menton, gorge et poitrine légèrement plus roux.

Poussins : différents de ceux de l'Amarante par une taille légèrement plus grande, un ventre blanchâtre, le dessus un peu plus cannelle et des scapulaires au liseré plus clair que le centre et l'absence de rouge au croupion.

D. — MÉTHODES DE TRAVAIL

Ce travail fut mené exclusivement à Richard-Toll. Les méthodes utilisées furent : observation à la jumelle, piégeage suivi de baguage, recherche des nids en vue de leur recensement, du marquage des parents et du comptage des œufs et des jeunes à l'envol.

Deux moyens de capture furent successivement employés : d'abord des nasses posées à terre et régulièrement agrainées, puis des filets japonais. En général, les nasses prennent davantage de jeunes. Comme ces piègages étaient destinés à évaluer la dynamique de la population d'Amarante à Richard-Toll, il était indispensable qu'ils fussent conduits avec le maximum de régularité. C'est pourquoi nasses ou filets, en même nombre, étaient posés le matin seulement, de 8 à 12 heures, tous les jours de la semaine. Pour empêcher les oiseaux de s'habituer aux pièges, ceux-ci étaient régulièrement changés de place tous les deux jours et remis aux mêmes endroits tous les huit jours. Ces précautions ne peuvent empêcher que le piègage dépende de facteurs extérieurs : heures du lever du soleil, température, vent et pluie qui modifient l'activité des oiseaux et, par conséquent, le taux de leur capture. La cohérence des résultats obtenus montre toutefois que ces facteurs n'ont pas joué de rôle important.

Après avoir été examinés et bagués, les oiseaux étaient relâchés. La pose de bagues colorées sur chaque oiseau fut rapidement abandonnée car l'importance numérique de la population et la rapidité de son renouvellement en rendirent l'utilisation impossible.

La recherche des nids se fit uniquement dans le village de Richard-Toll où leur concentration est beaucoup plus importante que dans les milieux naturels : elle eut d'abord lieu dans divers bâtiments puis, pendant deux saisons de reproduction (1963/64 et 1964/65), elle fut limitée à un seul quartier. Les maisons furent alors visitées à intervalles réguliers. Nous savons toutefois n'avoir pas recensé la totalité des nids occupés, faute de temps et d'aide. Le nid une fois trouvé exigeait en effet qu'on le suive pendant toute la durée de la nidification ; les parents devaient être capturés, puis marqués avec deux bagues, l'une métallique, l'autre de couleur. A chaque famille était attribuée une combinaison de couleurs qui permettait d'observer les nichées après leur envol. Les œufs étaient mesurés, puis recevaient des marques de vernis à ongle ; enfin, les poussins, à leur naissance, avaient leur duvet teint avec divers colorants non toxiques. Ces manipulations ne paraissent avoir eu rien affecté le succès de la reproduction.

Enfin, les observations à la jumelle étaient le plus souvent répétées aux mêmes heures et aux mêmes endroits.

CHAPITRE II

STRUCTURE ET DYNAMIQUE DE LA POPULATION
D'AMARANTE A RICHARD-TOLL

A Richard-Toll, la population de *Lagonosticta senegala* se caractérise par sa jeunesse et sa fécondité élevée, liées à une très forte mortalité. Ces particularités impliquent pour l'espèce une grande dépense énergétique. *Lagonosticta senegala* semble avoir réagi au milieu par des « solutions » originales, rares dans l'avifaune éthiopienne et apparemment peu économiques.

Nous nous proposons de mettre en évidence et de discuter ces importants problèmes écologiques dans le présent chapitre.

A. — ÉVOLUTION ANNUELLE DE LA STRUCTURE DE LA POPULATION

1. Population juvénile

Trois événements marquants s'observent au cours d'une année :

— le premier, en novembre, quand les premiers jeunes de la saison, devenus indépendants ou sur le point de l'être, se dispersent : on compte chaque jour davantage d'individus en plumage marron qui, chez le mâle, se teinte discrètement de rouge.

— le second se situe en mars lorsque la mue juvénile s'accélère ; on assiste alors à un changement rapide de la couleur de la livrée des mâles qui passe bientôt à un rouge éclatant.

— le troisième a lieu en août au moment où la totalité des oiseaux porte un plumage adulte.

Combinée à la capture au filet ou au piège, l'observation directe permet d'apporter des précisions sur les causes de ces variations. Une partie de l'étude sera limitée à la population mâle, car, si cette évolution paraît semblable pour les deux sexes, il est difficile de donner les résultats obtenus chez les femelles pour lesquelles la distinction entre plumage juvénile et plumage adulte est délicate dans bien des cas. Or, pour diverses raisons, nous avons dû nous borner à classer les Amarantes d'après leur aspect extérieur, et non d'après leur état physiologique.

Le tableau 4 présente le bilan total des captures des mâles d'Amarante effectuées pendant plusieurs années. Ce tableau et la figure 6 montrent l'évolution de la population juvénile au long des mois : sa fréquence globale augmente régulièrement d'octobre à février, puis décroît lentement jusqu'en mai et brusquement en juin ; elle reste enfin à peu près stationnaire jusqu'en septembre. Cette distribution traduit évidemment la longue saison de reproduction de l'Amarante qui fournit régulièrement chaque mois un nouveau contingent d'oiseaux pendant les 3/4 de l'année. Elle traduit aussi le fait que c'est entre mai et juillet que la plupart des juvéniles changent de catégorie pour devenir « adultes ».

Le tableau 5 et la figure 7 donnent le bilan mensuel des captures des mâles juvéniles d'après l'état de leur plumage ; leur répartition dans les diverses catégories (n'ayant pas commencé leur mue juvénile ou l'ayant commencée) est remarquable puisqu'elle passe par plusieurs maximums successifs dans la saison.

T A B L E A U 4

NOMBRE ET POURCENTAGE DE MALES JUVENILES ET ADULTES DE LAGONOSTICTA SENEGALA CAPTUREES

Mois	Janv.	Fév.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.†	Oct.	Nov.	Déc.
Nombre d'années de bague	5	5	5	6	6	6	7	6	-	6	6	5
Nombre de mâles capturés	540	628	561	674	632	556	682	377	-	322	511	520
Moyenne mensuelle de mâles capturés												
- Juveniles	71,8	93,3	92,5	88,2	92,9	66,7	43,5	15,3	-	12,4	50,7	72,0
- adultes	36,2	32,4	24,2	24,1	16,5	24,0	57,2	47,0	-	41,1	34,0	31,0
Totaux	108,0	125,7	116,7	112,3	109,4	92,7	97,2	62,3	-	53,5	84,7	103,0
Pourcentage de mâles												
- Juveniles	67	74	86	78	84	72	45	24	-	23	60	70
- adultes	33	26	14	22	16	28	55	76	-	77	40	30

† : En septembre, les conditions de bague ont trop régulièrement mauvaises pour obtenir des résultats significatifs.

T A B L E A U 5

BILAN DES CAPTURES DES MÂLES DE LAGONOSTICTA SENEGALA EN PLUMAGE JUVENILE

Mois	Janv.	Fév.	Mars	Avril	Mal	Juinh	Juill.	Août	Sept.+	Oct.	Nov.	Déc.
<u>Nombre d'années de baguage</u>	5	5	5	6	6	6	7	6	-	6	6	5
<u>Nombre de mâles juvéniles</u>	359	466	440	529	553	412	306	95	-	75	304	362
<u>Pourcentage mensuel de juvéniles</u>												
- n'ayant pas commencé leur mue juvénile	12,0	8,5	4,3	6,0	4,2	0,5	0,0	0,0	-	45,1	22,0	17,5
- ayant commencé leur mue juvénile et muant corps et tête seulement	84,4	79,3	57,4	36,2	15,9	6,9	1,8	0,0	-	38,7	72,1	80,6
-et les 4 premières primaires	3,0	12,2	31,2	<u>39,8</u>	<u>37,9</u>	24,6	16,3	2,0	-	8,1	4,9	1,9
-et les dernières primaires	0,6	0,0	7,1	18,0	42,0	<u>68,0</u>	<u>81,9</u>	<u>98,0</u>	-	8,1	1,0	0,0

+ : En septembre, les conditions de baguage sont trop régulièrement mauvaises pour obtenir des résultats significatifs.

NOMBRE MOYEN DE MALES JUVENILES ET
ADULTES CAPTURÉS CHAQUE MOIS

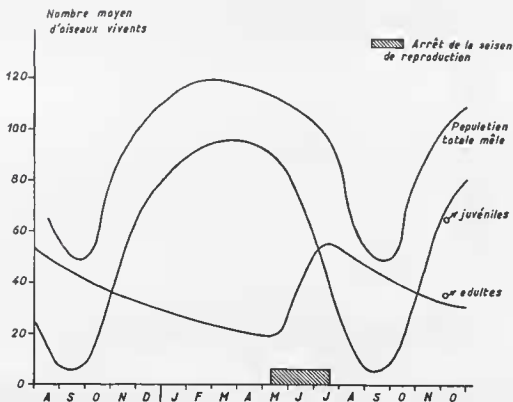


Fig. 6

Le nombre de juvéniles n'ayant pas commencé à muer demeure faible en dépit de ses variations si on le compare à celui des autres catégories. Ceci s'explique par le fait que nos méthodes de capture ne nous permettent d'atteindre qu'une partie de ces jeunes et surtout par la très faible durée du port de ce plumage (à 6 semaines environ, les jeunes débutent leur mue).

Dans cette succession de maximums et dans la comparaison de leurs valeurs relatives, nous trouvons l'expression d'un autre phénomène que nous devons souligner : à peu près tous les juvéniles nés au cours de cette longue saison de reproduction achèvent *simultanément* leur mue ; tout se passe donc pour eux comme s'ils étaient nés à la même époque. Il s'ensuit que l'examen du plumage d'un juvénile renseigne très imparfaitement sur son âge. L'importance de cette remarque se dégagera mieux lors de l'établissement de la table de survie de l'Amarante.

2. Population adulte

L'évolution de la population adulte (tabl. 4 et fig. 6) se caractérise par une *lente diminution des effectifs pendant 10 mois de l'année* (août d'une année et mai de l'année suivante) suivie d'une remontée rapide (juin à août) dont nous avons déjà dit qu'elle correspondait à la prise de plumage adulte par l'ensemble de la population juvénile.

Il nous a paru intéressant d'évaluer la *mortalité annuelle des adultes*. Nous avons utilisé deux méthodes : celle de Laek (1954) et celle de Hickey (1952), ce qui nous conduit à estimer cette mortalité à 70 % environ.

EVOLUTION DE LA MUE DANS UNE POPULATION
JUVENILE DE L. s.

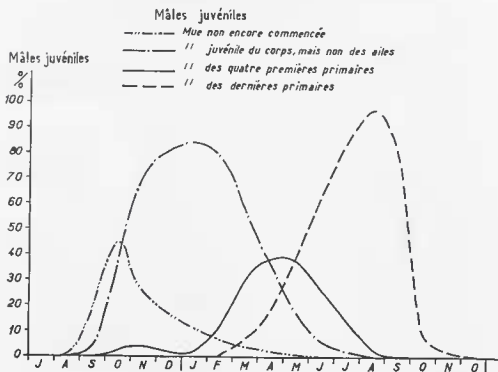


Fig. 7

La méthode de Lack : si une population est stable, le nombre d'adultes mourant chaque année est égal au nombre de nouveaux individus se reproduisant pour la première fois. Par conséquent, le pourcentage de ces derniers dans une population en reproduction correspond au taux de mortalité des adultes.

Elle ne s'applique évidemment qu'à des espèces où les adultes d'âges différents se reconnaissent morphologiquement. Pour l'Amarante, chez lequel cette reconnaissance est impossible, la difficulté fut tournée en considérant que l'échantillonnage fourni par la population contrôlée déjà connue * est représentatif de la population totale :

TABLEAU 6

Nombre et pourcentage de *Lagonosticta senegala* âgés de moins d'un an dans une population en plumage adulte au début d'une saison de reproduction.

Sexe des oiseaux	A	B	%
	Nbre d'oiseaux contrôlés juste avant le début de la saison de reproduction	Nbre d'oiseaux âgés de moins d'un an	
♂	115	87	73
♀	77	48	62
Totaux	192	135	70

* On appelle « contrôlé » la capture suivie du relâcher d'un oiseau porteur d'une bague.

La méthode composite de Hickey (1952) est fondée sur le calcul du pourcentage de disparition d'oiseaux bagués survenant chaque année dans une population d'âge connu. La disparition d'un individu est aisée à connaître si on récupère la bague après sa mort, qu'elle soit naturelle ou causée par un chasseur. Pour l'Amarante, comme pour la plupart des oiseaux de petite taille, il ne peut être question de retrouver le corps des oiseaux morts. Aussi, avons-nous considéré que la date du dernier contrôle d'un individu donnerait l'approximation la plus précise de la date de sa disparition réelle. Pour des raisons données ailleurs (Morel M. Y., 1964), seule la population mâle fut étudiée. Le taux moyen annuel de disparition des adultes mâles calculé par cette méthode (tabl. 7) est égal à 72,3 %.

TABLEAU 7

Table de survie des mâles bagués au stade juvénile

Année de baguage	Nombre d'oiseaux bagués	Année de disparition (= du dernier contrôle)								Total des contrôles
		54/54	55/56	56/57	57/58	58/59	59/60	60/61	61/62	
1954/55	134	14	7	4	-	-	-	1	-	26
1955/56	135		8	22	2	-	-	-	-	32
1956/57	468			145	32	5	5	3	-	190
1957/58	311				70	46	7	4	1	128
1958/59	134					23	5	6	1	35
1959/60	311						60	55	16	131
1960/61	899							146	134	280
1961/62	470								89	89
Total	2.862	14	15	104	74	77		215	241	911

b) - Résultats regroupés par classe d'âge

Année de baguage	Nombre d'oiseaux bagués	Nombre d'oiseaux disparus entre les âges								Nombre total d'oiseaux disparus
		0 à X	X à X+1	X+1 à X+2	X+2 à X+3	X+3 à X+4	X+4 à X+5	X+5 à X+6	X+6 à X+7	
1954/55	134	14	7	4	-	-	-	1	-	26
1955/56	135	8	22	2	-	-	-	-	-	32
1956/57	468	145	32	5	5	3	-	-	-	190
1957/58	311	70	46	7	4	1				128
1958/59	134	23	5	6	1					35
1959/60	311	60	55	16						131
1960/61	899	146	134							280
1961/62	470	89								89
Nombre total	2.862	555	301	40	10	4	-	1		911

Nombre d'oiseaux bagués pour chaque classe d'âge

2862	2392	1493	1182	1048	737	269	134
------	------	------	------	------	-----	-----	-----

Table de survie (d'x)% de disparus

19,3	12,5	2,6	0,8	0,3	-	0,3	35,8	
(l'x) de vivants au début de l'intervalle considéré	35,8	16,5	4,0	1,4	0,6	-	0,3	58,6
(q'x) taux de disparition	53,9	75,7	65,8	57,1	50,0	100,0	61,0	

Taux moyen annuel de disparition pour les adultes : 16,5/22,8 = 72,3

Dans des conditions aussi différentes que celles régnant en Grande-Bretagne, des taux de mortalité similaires ont été également calculés pour deux petits Passereaux de poids comparable à celui de l'Amarante : 72 % chez la Mésange bleue, *Parus caeruleus* et 62 % chez le Rougo-gorge, *Erythacus rubecula* (d'après Lack, 1954).

La comparaison avec d'autres espèces tropicales est à l'heure actuelle encore impossible, faute de données. A notre connaissance, une seule espèce fut étudiée sous ce jour : le Pipridé, *Manacus manacus* à l'île de la Trinité. Son taux de mortalité est de 11 % seulement (Snow, 1962).

3. Population totale

Ainsi, l'étude de l'évolution de la population juvénile et de la population adulte permet de comprendre celle de la population totale mâle capturée au filet (tabl. 4, fig. 6) car il est bien évident qu'on englobe sous ce nom les seuls Amarantes qui sont émancipés. Si on avait voulu également tenir compte des oisillons encore au nid ou pas encore indépendants, on aurait constaté que l'augmentation de la population se fait sentir dès le mois d'août.

La population d'Amarante ainsi définie atteint son maximum en février, puis décroît lentement jusqu'en mai et rapidement ensuite. C'est là une courbe peu habituelle pour une population avienne. Elle tient au mode de reproduction très particulier de cette espèce qui niche dix mois par an. Tant que dure la nidification, la natalité contrebalance la mortalité. Jusqu'en février, les naissances sont excédentaires et la population s'accroît. Après février, la situation se renverse pour deux raisons principales : tout d'abord, le nombre de naissances tend à décroître par diminution du nombre de couples reproducteurs, car une partie d'entre eux est déjà morte. Le nombre de décès au sein de cette population s'est au contraire continuellement élevé au fur et à mesure de l'augmentation des effectifs. La natalité ne parvient plus à équilibrer la mortalité. Cette dernière devient excédentaire. Et la population décroît. Enfin, à partir de mai, la reproduction cesse. Seule joue la mortalité. La population diminue très vite.

En conclusion, les variations annuelles de la population d'Amarante à Richard-Toll suivent celles des ressources alimentaires fournies par la savane où cet oiseau se nourrit. La savane est, en effet, un énorme magasin à grains qui se remplit une seule fois par an à la fin de la saison des pluies ; ses réserves sont ensuite régulièrement exploitées. Parallèlement, la population d'Amarante est en expansion au moment où les graines redeviennent abondantes ; elle diminue après pour tomber à son plus bas effectif en fin de saison sèche quand il ne reste plus grand chose à picorer sur le sol. On peut penser que l'étalement de la saison de reproduction sur plusieurs mois est liée à la longue période pendant laquelle les graines sont toujours nombreuses et aisées à trouver. Ce mode de reproduction serait même « avantageux » pour cet oiseau prolifique qui ne dispose, en réalité, que de faibles ressources : tenu à boire tous les jours et, de surcroît, mauvais volier, l'Amarante trouve peu d'endroits convenant à ses besoins. Il est finalement contraint à n'occuper qu'une surface restreinte de cette savane immense et à y demeurer pendant toute sa vie.

B. — MUE CHEZ L'AMARANTE

Depuis la découverte par les ornithologues d'une longue période de reproduction chez certains espèces tropicales (Goodwin, 1960 ; Miller, 1962 ; Snow et Snow, 1964), la question des rapports entre la mue et le cycle annuel de reproduction retient l'attention de nombreux auteurs.

Dans la zone sahélienne, à Richard-Toll, d'autres espèces que celles de la famille des Estrildidés ont également une reproduction étalée (Morel et Morel, 1962). Toutefois, l'absence d'un nombre suffisant de données ne permettait d'établir aucun schéma d'ensemble. L'étude menée plusieurs années de suite sur des centaines de *Lagonosticta senegalensis* a mis en évidence un certain nombre de faits originaux qui jettent une vive lumière sur le cycle annuel de cet Estrildidé. Il est vraisemblable que d'autres espèces tropicales à longue saison de reproduction ont un cycle annuel du même type.

1. Mue des adultes

Les *Amarantes* adultes font une mue par an : celle-ci a lieu *simultanément* pour l'ensemble du plumage. En même temps que la première rémige tombe, les plumes de la tête et du corps commencent à muer ; la mue des rémiges secondaires suit la chute de la 5^e primaire ; enfin, quand la 9^e primaire a fini de repousser (la 10^e est résiduelle dans cette espèce), le plumage est entièrement renouvelé. La concordance, chez cet oiseau, entre la mue des primaires et du reste du plumage nous a incitée à fonder l'étude de sa mue sur celle de ses primaires. Cette méthode d'analyse offre l'intérêt d'une plus grande précision, en permettant de mieux chiffrer l'état d'avancement de la mue.

Deux points seront successivement étudiés : la durée de la mue pour l'ensemble de la population, puis la durée de la mue pour un individu.

Durée de la mue pour l'ensemble de la population.

La durée de la mue pour l'ensemble de la population adulte est établie sur 628 *Amarantes* adultes capturés au filet. Suivant l'état de leur plumage, ils ont été répartis en deux catégories :

— dans la première, ceux qui ne sont pas en mue, soit parce qu'elle n'est pas encore commencée, soit parce qu'elle est terminée ;

— dans la deuxième catégorie, ceux qui sont en mue. Nous avons distingué deux stades : le premier comprend les adultes muant une des quatre premières primaires ; le deuxième les autres, c'est-à-dire ceux muant de la 5^e à la 9^e primaire.

Les résultats consignés dans le tableau 8 et la figure 8 font apparaître les trois points suivants :

1^o une longue période de mue qui s'étend sur 7 mois : entre février et août ;

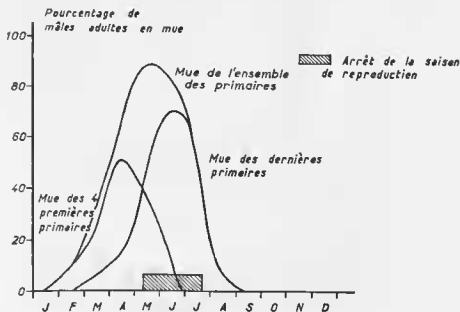
EVOLUTION DE LA MUE CHEZ LES ADULTES
DE LAGONOSTICTA SENEGALA

Fig. 8

T A B L E A U 8

ETAT DE LA MUE CHEZ LES MALES ADULTES DE *LAGONOSTICTA SENEGALA* CAPTUREES AVEC DES FILETS

N.B. Les chiffres encadrés ont servi à calculer les pourcentages figurant dans le paragraphe "Epoque de la mue des adultes".

Mois	Nombre d'oiseaux en mue des primaires									Pourcentage d'oiseaux mueant des primaires				
	Capturés	1	2	3	4	5	6	7	8	9	Totaux	Les 4 pre- mières	Les der- nières	Totaux
Janvier	60	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,0	0,0	0,0
Février	68	4	2	1	-	-	-	-	-	-	7	11,0	0,0	11,0
Mars	40	2	2	5	-	1	1	-	-	-	11	22,5	5,0	27,5
Avril	54	3	5	13	7	4	1	1	1	-	35	51,8	14,8	66,6
Mai	49	1	6	6	6	13	10	1	1	-	44	38,7	51,0	89,7
Juin	37	-	-	2	3	-	4	9	7	6	31	13,5	70,2	83,7
Juillet	29	-	-	-	-	-	-	2	2	9	13	0,0	44,9	44,9
Août	23	-	-	-	-	-	-	-	1	1	2	0,0	4,3	4,3
Septembre	43	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,0	0,0	0,0
Octobre	78	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,0	0,0	0,0
Novembre	83	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,0	0,0	0,0
Décembre	64	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,0	0,0	0,0

2° à aucun moment, la mue n'intéresse la totalité de la population adulte : pour les mois de mai et de juin, les maximums enregistrés, quoique très élevés, n'atteignent jamais 100 % : 89,7 en mai et 83,7 en juin ;

3° la mue des quatre premières primaires a lieu entre février et juin : le maximum d'oiseaux dans cet état se compte au mois d'avril. La mue des autres primaires commence et finit nécessairement un peu plus tard : entre mars et août. Un maximum important est noté pour juin quand 70 % de la population est parvenue à ce deuxième stade.

L'étalement de cette mue fait que, pendant plusieurs mois de l'année, les mâles capturés présentent tous les états de mue : au mois de mai, par exemple, la situation est spécialement nette : un dixième de la population n'est pas en mue ; un peu plus du tiers mue une des quatre premières primaires et le reste (la moitié environ), les autres primaires.

Durée de la mue pour un individu.

Les précédents résultats font penser à une durée de mue plus courte pour un individu que pour l'espèce. C'est elle qu'il fallait ensuite chercher à évaluer.

Ce problème est plus difficile à résoudre qu'il semblerait à première vue, car il nécessite la capture suivie du contrôle d'un nombre suffisant d'oiseaux en début et en fin de mue. Deux mâles seulement remplirent ces conditions : l'un, piégé le 26 mars et l'autre, le 10 avril, furent repris respectivement les 29 et 21 juillet. Entre la repousse de la 1^{re} et de la 9^e primaire il s'était écoulé 91 et 102 jours, différences qui s'expliquent par le fait que l'état de repousse des plumes n'était pas exactement le même pour ces deux oiseaux au moment de leurs captures. La durée moyenne prise par ces oiseaux pour renouveler UNE primaire est donc de 12 jours (11,3 et 12,7 respectivement). La durée moyenne totale de leur mue est de trois mois et demi environ.

TABLEAU 9

Durée de la mue chez les adultes de *Lagonosticta senegala* contrôlés plusieurs fois de suite

N° du mâle	Date des contrôles		Etat du plumage (primaires)		Nombre de rémiges muées	Nombre de jours entre les 2 contrôles	Durée moyenne de la mue d'une primaire (en jours)
	1er	2ème	1er	2ème			
1	29 février	28 avril	1	5	4	59	14,7
2	2 mars	19 mai	1	5	4	78	19,5
3	18 mars	28 avril	1	4	3	41	13,6
4	26 mars	29 juin	1	9	8	91	11,4
5	6 avril	16 juin	1	6	5	71	14,2
6	10 avril	21 juillet	1	9	8	102	12,7
7	2 mars	6 avril	2	4	2	35	17,5
8	29 mars	10 avril	2	3	1	12	12,0
9	21 avril	14 mai	2	4	2	23	11,5
10	5 mars	10 mai	3	5	2	66	33,0
11	28 mars	26 juin	3	7	4	90	22,5
12	15 avril	11 mai	3	5	2	26	13,0
13	8 avril	19 mai	4	6	2	41	20,5
14	30 avril	29 juin	4	8	4	60	15,0
15	11 mai	3 juillet	4	9	5	53	10,6
16	29 mai	24 juillet	5	9	4	56	14,0
TOTAUX					60	904	15,0

Cette moyenne pour une primaire semble un peu faible, comparée à celle obtenue (15 jours) sur un lot de 16 Amarantes qui furent capturés plusieurs fois en cours de mue (tabl. 9). Cette différence provient de la durée très inégale de la mue chez les individus : un maximum de 33 jours pour la mue d'une primaire est enregistré pour un oiseau muant la 3^e primaire le 5 mars et la 5^e le 10 mai, soit 66 jours après. Dans ces conditions, le temps pris par un oiseau pour renouveler son plumage varie dans de larges proportions. Si on admet une durée moyenne de 15 jours pour la repousse d'une primaire, la mue totale s'étendrait sur une moyenne de 4 mois et demi.

La durée totale de la mue de l'Amarante adulte est donc légèrement supérieure à celle admise pour les Passereaux chez lesquels on considère qu'une mue complète dure de 80 à 90 jours. A l'île de la Trinité, une Grive, *Turdus fumigatus*, renouvela son plumage en 91 jours et un Manakin, *Pipra erythrocephala*, en 96 jours (Snow et Snow, 1964).

2. Mue des juvéniles

La presque totalité des juvéniles nés au cours d'une saison de reproduction revêt la livrée adulte au début de la saison de reproduction suivante. La mue unique au cours de laquelle ils troquent leur plumage juvénile contre un plumage adulte est de durée variable, accordée à leur date de naissance, si bien que très rapidement toute la population juvénile se met à l'unisson. C'est le déroulement de cette mue pour chacune des cohortes qui sera l'objet de ce paragraphe.

Son étude offre une difficulté particulière : il est pratiquement impossible de capturer le même juvénile le jour qui précède et le jour qui suit le début de la mue d'une plume. C'est pourquoi il fut considéré que tous les juvéniles d'une même cohorte avaient un comportement identique, ce qui permettait d'étendre à toute la cohorte l'observation faite sur un des oiseaux de cette cohorte. L'homogénéité des résultats obtenus par cette méthode justifie sa valeur.

Début de la mue juvénile

Dans le tableau 10, figurent les contrôles successifs d'oiseaux appartenant à une même cohorte avant et après le début de la mue juvénile. Comme le dernier contrôle enregistré en plumage juvénile se fait toujours sur des individus âgés de moins de 7 semaines (49 jours) et, le premier, après le commencement de la mue juvénile, sur ceux âgés de plus de 6 semaines (42 jours), on peut en déduire que c'est à l'âge de 6 semaines environ que commence cette mue. Elle apparaît, à quelques jours près, constante pour toutes les cohortes.

Durée de la mue juvénile

La mue juvénile, dont la durée varie avec les cohortes, se décompose en deux périodes : dans une première, le mue intéresse uniquement le plumage de contour ; dans une seconde, tout le plumage ; celui de contour aussi bien que les ailes.

TABLEAU 10

Evaluation de l'âge du début de la mue juvénile chez *Lagonosticta senegalis*

Cohortes	Age du juvénile à son	
	dernier contrôle en plumage juvénile (en jours)	premier contrôle en mue juvénile (en jours)
Août	28	52
Septembre	-	63
Octobre	35	54
Novembre	-	49
Décembre	-	59
Janvier	40	56
Février	48	47
Mars	48	42
Avril/mai	42	44

Comme l'observation a montré que la mue alaire commence à un âge variable suivant les cohortes alors que la mue du plumage de contour débute au même âge pour toutes, il s'ensuit que la durée qui s'écoule entre le moment où tombent les premières plumes de contour et celui où tombe la première rémige est lui-même variable. Les différences ainsi mises en évidence sont suffisamment importantes pour mériter d'être mentionnées.

Dans le tableau 11 et la figure 9, l'évolution de la mue juvénile est notée pour chacune des cohortes. Elle se caractérise par les points suivants :

1) *Cohorte d'août* : de toutes les cohortes, c'est celle qui acquiert le plumage adulte le plus tardivement : au bout de 10 mois environ, c'est-à-dire en mai-juin de l'année qui suit la naissance. Quoique le début de la mue alaire soit précoce (2 mois), sa durée est très longue. Elle se décompose en trois phases : une première entre octobre et décembre où les premières primaires sont remplacées, puis un temps d'arrêt qui se poursuit jusqu'en février, et enfin la reprise du renouvellement des primaires qui s'achève courant juin. La mue du plumage de contour se déroule également sur le même rythme : elle est d'abord lente jusqu'en février, puis augmente ensuite de vitesse.

2) *Les cohortes nées entre septembre et février*, bien qu'elles commencent leur mue juvénile à l'âge de 6 semaines environ, entreprennent leur mue générale (mue des ailes qui s'ajoute à celle des plumes de contour déjà commencée) à des dates voisines pour toutes : entre février et avril.

Cohortes de septembre et d'octobre : l'acquisition du plumage se fait plus rapidement, puisque la mue juvénile s'achève approximativement au même moment que celle des deux cohortes déjà nées : aux mois de mai et juin de l'année qui suit leur naissance. A la fin de cette mue, la cohorte d'octobre est donc seulement âgée de 9 mois environ. La mue alaire se déroule régulièrement sans marquer aucun temps d'arrêt, mais elle commence beaucoup plus tard, à l'âge de 4 mois environ. La durée de la mue générale est légèrement plus courte que pour la cohorte d'août, mais le temps pendant lequel le plumage de contour est seul en mue est plus long.

TABLEAU 11

Evolution de la mue juvénile chez les mâles de *Lagonosticta senegalensis*

	Age en jours des mâles juvéniles lors de leur capture										Acquisition du plumage adulte
	n'ayant pas commencé la mue alaire	ayant commencé la mue alaire : Mue des primaires									
	1ère	2ème	3ème	4ème	5ème	6ème	7ème	8ème	9ème		
Août	69	85								323	
Septembre	91		160								
Octobre	98	148	159		183				230	236	266
Novembre	76	121		173			182		211		268
Décembre	65	104	115	126		163	190		226	208	220
Janvier	64	75	90	108	117	144	167				239
Février	56	80	92	106	125	141	143	158	160	177	192
Mars	39	55	64	81	91		105		137	192	
Avril	55	69	65	81	98	113	118				

Les chiffres indiquent la durée en jours à partir de la date de naissance connue ou calculée.

Cohortes de novembre et décembre : on retrouve, en plus accentués, les caractères des deux précédentes cohortes : la mue juvénile s'achève toujours en juillet, c'est-à-dire quand la cohorte de décembre est âgée de 7 mois ; elle a donc un mois de moins que la cohorte de novembre et 3 mois de moins que celle d'août. La mue générale (mue des plumes de contour et des ailes) commence en mars, par conséquent, à un âge plus précoce que pour les deux précédentes cohortes. Le temps pendant lequel le plumage de contour est seul en mue a donc raccourci.

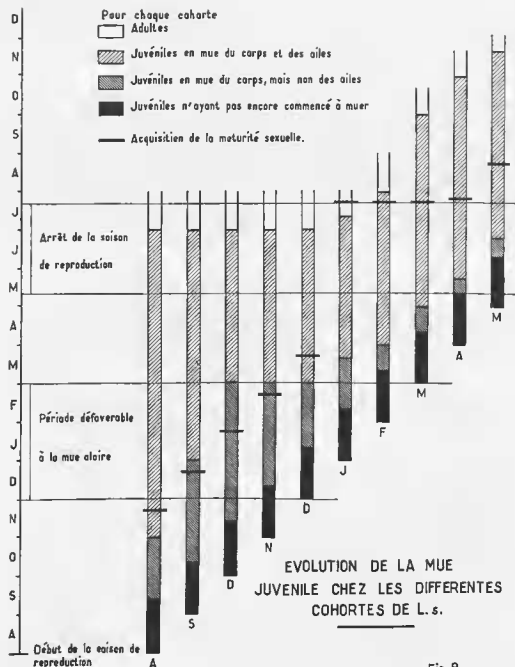


Fig. 9

Cohortes de janvier et février : toujours les mêmes caractères ; nouveau raccourcissement de la durée qui s'écoule entre le début de la mue des plumes de contour et celui de la mue générale, puisque celle-ci commença en mars-avril. La durée totale de la mue diminue encore, car elle s'achève toujours en juillet-août.

3) *Cohortes de mars, avril et mai* : elles effectuent leur changement de plumage d'une façon un peu différente, car si la mue générale commence à un âge encore plus précoce, sa durée totale augmente beaucoup du fait d'un net ralentissement à partir d'août ; elle s'achève seulement en novembre ou décembre. Toutefois, dès le mois d'août, l'aspect du plumage est déjà presque celui d'un adulte.

Cette analyse permet de comprendre comment la mue juvénile se termine au même moment pour presque toutes les cohortes ; elle montre aussi que la mue devient générale pour la plupart des juvéniles à partir de février et de mars : ceci a été partiellement bien mis en évidence dans les recensements des juvéniles capturés au filet et classés mensuellement d'après l'aspect de leur plumage (tabl. 5 et fig. 7). Comme pour les adultes, il fut distingué plusieurs catégories : d'abord, les juvéniles n'ayant pas commencé leur mue et ceux l'ayant commencée. Dans cette deuxième catégorie, les divisions suivantes furent introduites :

- mue des plumes de contour uniquement ;
- mue des plumes de contour et des ailes,
 - + mue des quatre premières primaires,
 - + mue des autres primaires.

Il ressort de ces observations que les juvéniles synchronisent leur mue avec celle des adultes dès la première année. En effet, la mue générale a lieu pour la totalité des adultes et un pourcentage très élevé de juvéniles au même moment, entre février et août. Les adultes, toutefois, entreprennent simultanément la mue de leur plumage de contour et de leurs ailes, tandis que les juvéniles commencent celles de leurs plumes de contour indépendamment de celles de leurs ailes. Tout se passe comme si les cohortes en âge de la faire « attendaient » le mois de février ou de mars pour commencer leur mue générale et la poursuivaient ensuite ensemble comme s'il s'agissait d'une population de même âge. Il reste cependant la possibilité aux juvéniles n'ayant pas terminé leur mue en août de la continuer après, car la mue juvénile est possible toute l'année (sauf en décembre-janvier). Le pourcentage d'oiseaux intéressés reste toutefois très faible en dehors de la période de mue générale commune aux adultes et aux juvéniles (c'est-à-dire entre février et août).

Ainsi se trouve résolu pour *Lagonosticta senegala* le problème que Snow et Snow (1964) avaient posé sans avoir pu le débrouiller.

En conclusion, la mue offre :

1° une correspondance étroite avec les conditions climatiques : arrêt presque total de la mue pendant les jours les plus courts et les plus frais ; accélération de la mue pendant les jours les plus longs et les plus chauds (« le printemps »).

2° en même temps qu'une relation inverse avec les réserves alimentaires : la période « privilégiée » de la mue se situe au moment où les réserves alimentaires deviennent rares (les pluies dont elles dépendent sont estivales).

Ces conclusions viennent à l'encontre de l'hypothèse de Lack (1966) qui voudrait que les oiseaux fassent leur mue au moment du maximum de nourriture disponible.

C. — DYNAMIQUE DE LA REPRODUCTION DE L'AMARANTE

Les résultats précédents mettent en évidence la jeunesse de la population d'*Amarante de Richard-Toll* ; ils nous ont incitée à étudier de manière plus précise les caractéristiques écoéthologiques de la reproduction de cet oiseau et nous en donnons ci-dessous les principaux résultats.

1) Dates des premières et des dernières pontes

La saison de reproduction commence et finit toujours aux mêmes dates malgré les changements survenant dans le milieu d'une année sur l'autre. Le recensement des œufs et des poussins au cours des inspections de nids et l'observation du comportement des familles après leur envol, en particulier des cris caractéristiques de demande de becquée qu'on entend de loin, permettant de fixer d'une façon précise les dates des premières et des dernières pontes.

C'est donc au cours de la dernière décade de juillet que pondent les premières femelles.

Ainsi, l'éclosion du premier œuf enregistrée pour la saison 1963/64 le 10 août et pour la saison 1964/65 le 7 août, fait remonter la ponte du premier œuf dans chacun de ces nids aux 26 et 23 juillet respectivement.

Ces dates peuvent être légèrement avancées car il est certain que les tout premiers nids nous ont échappé.

Pour preuve, les cris d'une famille retentissent pour la première fois de la saison dans le jardin de la Station le 27 août (saison 1960/61). Comme ces jeunes ont vraisemblablement quitté le nid depuis plusieurs jours déjà, la ponte du premier œuf remonterait au plus tard le 23 juillet.

De même, en attribuant à un jeune mordillant une feuille le 30 août (saison 1963/64) un âge approximatif de 26 jours, nous concluons que la ponte a été déposée autour du 20 juillet, soit une semaine avant la date fournie par la femelle trouvée sur son nid pour la même saison de reproduction.

Les pontes de la première décade de mai sont les dernières que nous ayons enregistrées. Elles sont rares et échouent généralement.

Toutefois, nous avons noté l'envol de l'une d'elles dans les derniers jours de mai (saison 64/65) et nous pouvons attribuer une date semblable pour l'envol d'une famille dont nous avons entendu les cris de demande de becquée le 13 juin (saison 60/61).

Autour du 20 mai, les envols sont encore nombreux : ils correspondent aux pontes de la deuxième quinzaine d'avril.

Un envol pour la saison 56/57 (23 mai), trois pour la saison 62/63 (16, 20 et 25 mai), trois autres encore pour la saison 64/65 (2 le 18 mai et 1 le 20 mai).

2) Succession des nidifications

Nos recensements de nids et d'oiseaux nicheurs poursuivis pendant plusieurs saisons de reproduction et, en particulier, pendant la saison 1964/65 fournissent de nombreux renseignements. Pendant la saison 1964/65, nous avons trouvé 261 nids au stade œufs et identifié les couples nicheurs de 213 d'entre eux, soit 81 % (tabl. 12).

Le premier point intéressant à souligner est l'âge auquel la population commence à se reproduire : la maturité sexuelle est acquise à moins d'un an : nous avons contrôlé, nichant, des oiseaux que nous avions bagués cinq mois auparavant, au nid comme poussins !

Un deuxième point, lié d'ailleurs au premier, est le fait qu'à certaines périodes de l'année (hiver), ces jeunes oiseaux portent encore le plumage juvénile. Plus loin (p. 50), nous exposerons comment, selon nous, cette maturité sexuelle précoce serait cause de mortalité et comment les différences de comportement reproducteur entre mâles de même âge, mais porteurs d'un plumage différent, pourraient s'expliquer à la lumière de l'hypothèse de Wynne-Edwards (1962).

En conséquence, la composition de la population nicheuse se modifie au cours de l'année. Exclusivement formée d'oiseaux en plumage adulte au début de la saison, elle s'adjoint à partir de décembre quelques nouveaux éléments en plumage juvénile (nés au début de la saison et déjà sexuellement mûrs). Ces derniers ont tantôt un partenaire de même âge, tantôt un partenaire né lors d'une précédente saison de reproduction. Leur pourcentage reste toutefois faible : 10 % de la population nicheuse recensée en 1964/65.

TABLEAU 12

RECENSEMENT DES COUPLES NICHEURS DE LAGONOSTICTA SENEGALA PENDANT
LA SAISON DE REPRODUCTION 1964/65

MOIS DE PONTE	Juill.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.	Janv.	Fév.	Mars	Avril	Mai	Nbres totaux	%
<u>Nombre de nids</u>													
- recensés	2	7	41	27	28	32	33	36	30	22	3	261	
- dont les parents furent capturés	<u>2</u>	<u>7</u>	<u>22</u>	<u>26</u>	<u>23</u>	<u>26</u>	<u>33</u>	<u>32</u>	<u>21</u>	<u>18</u>	<u>3</u>	<u>213</u>	<u>81</u>
<u>Couples nichant en</u>													
- <u>plumage juvénile</u> (au moins 1 partenaire) (1)	-	-	-	-	-	2	5	4	1	-	-	12	10
- <u>plumage adulte</u>													
- et qui ne seront plus jamais repris	1	3	8	10	4	7	6	11	6	2	-	58	48
- capturés pour la 1ère fois et qui seront repris formant des couples :													
- stables (a)	-	3	8	9	5	5	5	1	3	-	-	39	32
- instables (b) par - disparition d'1 partenaire - divorce suivi d'un remari- age de chacun des partenaires	-	1	3	-	2	3	-	-	-	-	-	9	7
Totaux	<u>2</u>	<u>7</u>	<u>20</u>	<u>20</u>	<u>12</u>	<u>17</u>	<u>16</u>	<u>16</u>	<u>10</u>	<u>2</u>	-	<u>122</u>	100
<u>Couples qui ont déjà été capturés et nichent une nouvelle fois formant des couples :</u>													
- stables (a)	-	-	-	4	9	7	12	10	7	12	3	64	
- instables (b)	-	-	2	2	2	2	5	6	4	4	-	27	
Totaux	-	-	<u>2</u>	<u>6</u>	<u>11</u>	<u>9</u>	<u>17</u>	<u>16</u>	<u>11</u>	<u>16</u>	<u>3</u>	<u>91</u>	

(1) Un de ces couples nicha 2 fois

Les autres 90 % des nidifications sont assurés par des couples en *plumage adulte* : 110 couples capturés sur 201 nids. En moyenne, chaque couple fait donc 1,8 nidification par saison de reproduction. Il en assure certainement davantage, car nous n'avons pas trouvé tous les nids, ni identifié tous les couples sur notre parcelle d'études.

Nos comptages nous apprennent que sur 110 couples capturés adultes, 58 ne sont pris qu'une seule fois (48 % de la population nicheuse, responsables de 26 % des nidifications) puis disparaissent, soit qu'ils meurent (nous connaissons le taux élevé de la mortalité pour cette population), soit que leurs autres nids nous aient échappé.

Les 52 autres couples sont capturés plusieurs fois : dans la majorité des cas (39 couples, soit 32 % de la population nicheuse), les couples sont formés des mêmes partenaires pendant toute la saison de reproduction. Mais il arrive aussi que les couples se dissocient après une nidification (10 %) : un des partenaires peut ne plus jamais être repris (par suite de sa mort sans doute : 7 %), ou bien les deux partenaires, toujours vivants, peuvent chacun de leur côté former un nouveau couple (3 %). Quelques-unes de ces nouvelles unions resteront stables et les autres seront temporaires.

Le nombre de nidifications par couple vivant durant toute une saison de reproduction peut atteindre 5 : il semble bien que 4 au moins soit la règle générale, car, malgré les difficultés à faire nos recensements, nous avons suivi pendant la saison de reproduction 1964/65 deux couples pendant cinq nidifications et cinq couples pendant quatre nidifications. Nous avons également observé un mâle et une femelle nichant quatre fois. Il est enfin sûr qu'un certain nombre de couples que nous avons capturés deux

ou trois fois en train de nicher firent encore d'autres nidifications comme les dates de leur capture le laissent suggérer (fig. 10).

Tous les couples ne sont évidemment pas aussi productifs. Nous observons que quelques-uns sont incapables d'élever une famille (tabl. 13). Nous aurons l'occasion de revenir sur cette question quand nous calculerons les taux théoriques de natalité et de productivité à Richard-Toll.

La comparaison du succès à l'envol entre les couples stables et les oiseaux ayant changé de partenaire au cours de la saison de reproduction (tabl. 13) ne laisse apparaître aucune différence importante. Peut-être, l'échantillonnage est-il trop faible.

Les couples qui se sont reproduits avec succès quatre ou cinq fois nous apprennent comment leurs nidifications se succèdent au long d'une saison de reproduction et le temps pris par chacune d'elles (fig. 10). Deux mois environ s'écoulent entre la construction d'un nid et l'indépendance des jeunes. Il faut, en moyenne, compter quelques jours pour la construction du nid, un jour par œuf pondu, 13 jours d'incubation, un jour pour l'éclosion qui est donc simultanée malgré la durée de la ponte, 18 jours pour l'élevage au nid et 2 à 3 semaines entre l'envol et l'indépendance des jeunes. Hormis la construction du nid faite uniquement par le mâle, mais toujours en présence de la femelle, tous les autres soins de la nidification sont assurés par les deux parents. Dans ces conditions, les couples nichent en août, octobre, décembre, février et quelquefois avril ou encore en septembre, novembre, janvier et mars. Ces observations nous ont incitées à diviser la saison de reproduction en cinq périodes théoriques, chacune d'une durée moyenne de deux mois qui représente le temps nécessaire à un couple pour mener à bien une de ses nichées. La première période couvre les mois d'août et de septembre, en débordant légèrement sur juillet où les premières pontes sont enregistrées ; la deuxième période englobe les mois d'octobre et de novembre ; la troisième, décembre et janvier ; la quatrième, les mois de février et mars ; la cinquième, les mois d'avril et mai. Ce calendrier théorique de la reproduction n'est évidemment pas suivi par tous les couples car les échecs en cours de nidification, compensés par des pontes de remplacement, compliquent beaucoup ce schéma.

*Les comptages mensuels (tabl. 14) des nids nous montrent encore que toute la population ne commence pas à se reproduire simultanément : le nombre de nids trouvés augmente régulièrement de juillet à septembre. Nous aboutissons chez *Lagonosticta senegala* aux mêmes conclusions que Coulson et White (d'après Lack, 1966) sur *Rissa tridactyla*. Pour les espèces dont le début de la nidification a toujours lieu à la même date d'une année sur l'autre les premiers parents nicheurs sont ceux qui se sont déjà reproduits ensemble à la précédente saison : le premier couple nicheur de la saison de reproduction 1964/65 avait déjà niché à la fin de la saison de reproduction 1963/64.*

Lack (1966) attribue la précocité de ponte chez les femelles plus âgées à leur expérience à trouver la nourriture qui leur est indispensable pour la formation des œufs. Il faut remarquer à ce propos que, chez *Lagonosticta senegala*, le début de la saison de reproduction se place à une période critique où les conditions alimentaires sont les plus mauvaises de l'année. L'expérience acquise par les femelles plus âgées pourrait donc jouer un rôle important. Chez ces femelles, pourtant, peu de semaines séparent la dernière ponte de la saison de reproduction précédente et cette première ponte de la nouvelle saison de reproduction. Ainsi, pour le premier couple nicheur de la saison 1964/65 un peu plus de quatre mois s'écoulaient entre ces deux pontes ; cette femelle commença de pondre le 7 mars 1964, les jeunes envolés le 8 avril furent sans doute encore nourris par leurs parents jusqu'à la fin de ce mois. Elle pondit de nouveau le 23 juillet et la nichée prit l'envol. Peut-être la fatigue occasionnée par ces nidifications répétées explique-t-elle son divorce, suivi sans doute de sa mort, car elle ne fut plus jamais reprise. Le mâle fut suivi pendant toute la saison de reproduction, nicha quatre autres fois et changea de femelle trois fois. Le nombre total de poussins qu'il éleva est de onze.

Il faut encore insister sur l'habitude de certains couples de réutiliser des nids : les nids construits et utilisés par un couple peuvent resservir une ou plusieurs fois. Pendant la saison de reproduction 1963/64, sur les 136 nids recensés, 125 ne servirent qu'une fois (92 %), 10 une deuxième fois et 4 trois fois. Malgré le peu de renseignements recueillis, on peut dire que les nids ne sont pas toujours réoccupés par les couples qui les ont construits et habités la première fois. Pour cette saison 1963/64, les couples furent identifiés dans six cas : pour les nids servant une deuxième fois, mêmes couples dans deux cas ; couples différents dans un cas ; un seul des deux partenaires assurant les deux nidifications avec chan-

T A B L E A U 13

SAISON DE REPRODUCTION 1964/65 : SUCCES DES NIDIFICATIONS ASSUREES PAR DES COUPLES NICHANT PLUSIEURS FOIS

Nombre de nidificatione par couple	Couples stables					Couples instables				
	2	3	4	5	Totaux	2	3	4	5	Totaux
- Nombre de couples assurant ces nidifications	21	11	5	2	39	4	3	2	2	11
- Nombre de nids	42	33	20	10	105	8	9	8	10	35
<u>- Nombre moyen - par couple</u>										
- d'oeufs pondus	7,1	11,6	15,6	22,0	10,2	7,2	11,6	14,5	18,5	11,8
- d'oeufs éclos	4,6	6,8	8,8	16,0	6,3	3,5	10,0	10,0	9,0	7,4
- de poussins à l'envol	2,5	4,9	7,0	13,5	4,3	2,0	9,0	8,5	5,5	5,1
<u>- par nidification</u>										
- d'oeufe pondus	3,5	3,8	3,9	4,4	3,8	3,7	3,8	3,6	3,7	3,7
- d'oeufs éclos	2,3	2,2	2,2	3,2	2,3	1,6	3,3	2,5	1,8	2,3
- de poussins à l'envol	1,2	1,6	1,7	2,7	1,5	1,0	2,3	2,1	1,7	1,6
<u>- Nombre maximum pour un couple</u>										
- d'oeufs pondus	9	14	19	24		9	13	15	19	
- d'oeufs éclos	8	12	11	18		4	12	11	13	
- de poussins à l'envol	7	12	10	14		3	8	9	8	
<u>- Nombre de couples</u>										
- n'échouant jamais	6	3	-	-	9	-	2	2	-	4
- échouant 1 fois	8	2	2	2+	14	4	1	-	-	5
- échouant 2 fois	7++	4	2	-	13	-	-	-	1	1
- échouant 3 fois	-	2++	1	-	3	-	-	-	-	-
- échouant 4 fois	-	-	-	-	-	-	-	-	1+	-
- échouant 5 fois	=	-	-	-	-	-	-	-	-	1

+ : Abandon de la 5ème nichée
 ++ : Echec total pour ces couples

T A B L E A U 14

BILAN DES COMPTAGES MENSUELS DES NIDS DE *LAGONOSTICTA SENEGALA*

a) Résultats bruts

	Saison 1963/64					Saison 1964/65					Saisons 1963/64 et 1964/65				
	Nombre de					Nombre de					Nombre de				
	Nids	L.S.		H.C.		Nids	L.S.		H.C.		Nids	L.S.		H.C.	
		Oeufs pondus	Oeufs éclos	Juv. envol	Juv. envol		Oeufs pondus	Oeufs éclos	Juv. envol	Juv. envol		Oeufs pondus	Oeufs éclos	Juv. envol	Juv. envol
Juillet	1	4	3	-	-	2	6	3	3	-	3	10	6	3	-
Août	5	20	12	5	-	7	26	22	14	-	12	46	34	19	-
Septembre	26	86	42	17	-	41	158	64	38	3	67	244	106	55	3
Octobre	22	74	39	28	1	27	100	58	34	11	49	174	97	62	12
Novembre	10	33	13	13	1	28	110	36	32	7	38	143	49	45	8
Décembre	12	44	20	10	-	32	106	59	44	7	44	150	79	54	7
Janvier	14	48	17	13	2	33	113	60	22	2	47	161	77	35	4
Février	6	19	8	4	-	36	125	68	49	4	42	144	76	53	4
Mars	15	52	22	19	2	30	106	32	19	-	45	158	54	3P	2
Avril	2	8	-	-	-	22	65	24	14	1	24	73	24	14	1
Mai	-	-	-	-	-	3	15	3	2	-	3	15	3	2	-
Totaux	113	388	176	109	6	261	930	429	271	35	374	1 318	605	380	41

b) Nombres moyens par nid

	Saison 1963/64				Saison 1964/65				Saisons 1963/64 et 1964/65						
	Nombre de				Nombre de				Nombre de						
	Oeufs pondus	L.S.		H.C.		Oeufs pondus	L.S.		H.C.		Oeufs pondus	L.S.		H.C.	
		Oeufs éclos	Juv. envol	Juv. envol	Oeufs éclos		Juv. envol	Juv. envol	Oeufs éclos	Juv. envol		Juv. envol			
Juillet	4,0	3,0	0,0	0,0	3,0	1,5	1,5	0,0	3,3	2,0	1,0	0,0			
Août	4,0	2,4	1,0	0,0	3,1	3,0	2,0	0,0	3,5	2,8	1,5	0,0			
Septembre	3,3	1,6	0,6	0,0	<u>3,8</u>	1,5	0,9	0,07	3,6	1,5	0,8	0,04			
Octobre	3,3	<u>1,7</u>	<u>1,2</u>	0,04	<u>3,7</u>	<u>2,1</u>	<u>1,2</u>	0,4	3,5	1,3	1,2	0,2			
Novembre	3,6	<u>1,4</u>	<u>1,4</u>	0,1	<u>3,9</u>	<u>1,3</u>	<u>1,1</u>	0,2	3,4	1,3	1,2	0,2			
Décembre	<u>3,6</u>	<u>1,6</u>	0,8	0,0	3,3	<u>1,8</u>	<u>1,3</u>	0,2	3,4	1,7	1,2	0,1			
Janvier	3,4	1,2	0,9	0,1	3,4	1,8	0,6	0,06	3,4	1,6	0,7	0,08			
Février	3,1	1,3	0,6	0,0	3,4	1,8	1,3	0,1	3,4	1,8	1,2	0,09			
Mars	3,4	1,6	1,4	0,1	3,5	1,0	0,6	0,0	3,5	1,2	0,9	0,03			
Avril	4,0	0,0	0,0	0,0	<u>2,9</u>	1,5	0,6	0,04	3,0	1,0	0,5	0,04			
Mai	0,0	0,0	0,0	0,0	5,0	1,0	0,6	0,0	5,0 ⁺	1,0	0,6	0,0			
Moyenne générale	3,4	1,5	0,96	0,05	3,5	1,6	1,03	0,15	3,5	1,6	1,0	0,1			

+ : 3 nids seulement furent recensés et il ne fut pas possible de savoir si une ou plusieurs femelles avaient pondu dans le même nid

gement de partenaire entre les deux dans un cas ; enfin, un cas douteux par manque d'information pour un des partenaires, l'autre restant le même. Pour le nid occupé trois fois, il y eut changement d'un partenaire entre la première et la deuxième nidification et changement de couple pour la troisième nidification.

Certains nids servent pendant plusieurs saisons de reproduction (tabl. 15). L'observation la plus longue que nous ayons faite commença en novembre 1959 pour s'achever en février 1964, date où ce nid fut démoli, c'est-à-dire qu'elle s'étendit sur cinq saisons de reproduction ! Nous avons donc recensé 17 nids dans lesquels se succédèrent les pontes, soit un total de 53 nidifications dont 10 seulement échouèrent. En revanche, le nombre moyen de jeunes à l'envol par nid réussi est le même que celui calculé pour l'ensemble des nichées : 2,6 poussins *Lagonosticta senegala*. Cette diminution très importante du nombre d'abandon des nids pendant la nidification (18 % contre 50 %) est difficile à rattacher à une cause précise. On peut évidemment penser que ces nids sont mieux construits que les autres, placés dans un endroit plus sûr qui leur évite la prédation ; mais on doit aussi remarquer que les couples qui occupent ces nids ont davantage de chance de réussir du fait de leur âge (un des partenaires est âgé d'un an dans les cas connus). C'est peut-être aussi l'expérience acquise par les parents qui les conduit vers de tels emplacements. La réoccupation d'un nid constituerait un gain d'énergie pour le couple. Ce pourrait être encore le résultat de la stimulation du comportement incubateur des parents par la présence d'œufs excédentaires. En effet, la femelle pond toujours la même quantité d'œufs, même si le nid contient encore les œufs non éclos des pontes précédentes, ce qui est souvent le cas pour les nids réutilisés.

TABLEAU 15
RELEVÉ DES NIDS OCCUPÉS PLUSIEURS FOIS DE SUITE ET TROUVÉS PENDANT LA PONTE OU L'INCUBATION
DES OEUFS DE *LAGONOSTICTA SENEGALA*

Lieu	Mâle	Femelle	Date de la ponte	Nbre de poussins à l'envol		Succès du nid	Echec du nid
				L. S.	H. C.		
Jepp Wyllis	SA 2 322	42 280	Nov. 1960	2	1	+	
"	42 463	42 494	Déc. 1960	1	0	+	
"	42 463	42 494	Fév. 1960	3	0	+	
Chambre de Maître	SA 1 700	?	Sept. 1961	5	0	+	
Village	64 988	21 397	Nov. 1961	3	0	+	
Ouloff	42 504	21 289	Janv. 1962	1	0	+	
Quoloff	42 504	21 289	Fév. 1963	3	1	+	
Boite de connection électrique dans un hangar	SA 2 207	SA 2 211	Nov. 1959	0	2	+	
	JC 8 325	JC 8324	Janv. 1960	3	0	+	
Village	?	?	Août 1961	4	0	+	
Ouloff	?	?	Sept. 1961	3	1	+	
Cuisine	?	?	Oct. 1961	0	0		+
	?	?	Déc. 1961	3	1	+	
	?	?	Fév. 1962	3	0	+	
	?	?	Fév. 1963	1	0	+	
	?	?	Avr. 1963	3	0	+	
Village de pêcheurs	21 447	407 634	Sept. 1964	4	0	+	
Débarras	21 447	407 634	Oct. 1964	0	0		+
	21 447	407 634	Nov. 1964	3	1	+	
	21 447	407 634	Janv. 1965	3	0	+	
Autre boîte de connection dans un hangar	?	?	Nov. 1959	4	0	+	
	SA 2 207	SA 2 211	Janv. 1960	2	0	+	
	"	"	Nov. 1960	-2	0	+	
	"	"	Janv. 1961	2	0	+	
	"	"	Mars 1961	1	0	+	
	42 828	42 837	Nov. 1961	abandonné pour cause réparations			+
	42 828	68 313	Déc. 1963	4	0	+	
	42 828	68 313	Fév. 1964	4	0	+	

TABLEAU 15 (Suite)

Lieu	Sexe		Date de la ponte	Nbre de poussins à l'envol		Succès du nid	Echec du nid
	Mâle	Femelle		L. S.	H. C.		
Village de pêcheurs	SC 4 905	SC 4 905	Mars 1964	3	0	+	
Chambre d'habitation	-"-	-"-	Août 1964	3	0	+	
	-"-	-"-	Déc. 1964	4	0	+	
	-"-	-"-	Fév. 1965	2	0	+	
Moyeu d'une roue de tracteur	42 828	42 837	Sept. 1963	3	0	+	
	68 323	42 837	Nov. 1963	3	0	+	
Auvent d'une maison	68 214	68 316	Oct. 1963	3	0	+	
	68 214	68 316	Déc. 1963	4	0	+	
Auvent d'un préau à bêtes	65 214	68 316	Oct. 1963	1	0	+	
	SC 4 237	SC 4 242	Déc. 1963	4	0	+	
Toit d'une maison	SC 4 237	SC 4 235	Déc. 1963	2	0	+	
	?	?	Fév. 1964	0	0		+
Auvent d'une maison	?	68 264	Sept. 1963	1	0	+	
	SC 4 222	68 264	Déc. 1963	0	0		+
Toit d'un préau à bêtes	63 931	SC 4 216	Déc. 1963	0	0	+	
	-"-	67 747	Janv. 1964	0	0	+	
	42 691	68 616	Fév. 1964	0	0	+	
Toit d'une maison	?	?	Oct. 1963	4	0	+	
	?	?	Déc. 1963	4	0	+	
Cartouche de filtre à bulle	?	?	Janv. 1964	2	0	+	
	64 533	66 900	Mars 1964	2	0	+	
Toit d'une maison	?	?	Oct. 1963	2	0	+	
	?	?	Mars 1964	0	0		+
Toit d'une maison	68 163	68 162	Janv. 1964	0	0		+
	?	?	Mars 1964	4	0	+	
Totaux			53	116	7	43	10

3) Taille de la ponte

Lagonosticta senegala pond habituellement de 1 à 5 œufs : les couvées de 3 et 4 œufs sont les plus fréquentes et représentent à elles seules les 3/4 du total des couvées. Les pontes de 4 œufs sont les plus communes de toutes.

La moyenne annuelle d'œufs pondus par nid (tabl. 14b) s'élève à 3,5 et ne varie pas d'une saison à l'autre (3,4 pour 1963/64 et 3,5 pour 1964/65).

À l'opposé, les moyennes mensuelles montrent des variations non négligeables, d'une interprétation difficile.

La saison de reproduction 1964/65 est la mieux connue des deux saisons considérées, grâce à un recensement plus complet des nids. La moyenne mensuelle d'œufs par nid passe de 3,0 œufs en août à un maximum de 3,7-3,9 en septembre, octobre et novembre puis se stabilise autour de 3,3 les mois suivants et tombe enfin à 2,9 en avril. Pour la saison de reproduction 1963/64, on retrouve le même type de courbe, mais le maximum est décalé vers les mois de novembre et décembre.

Lack (1954) avait déjà signalé l'existence de telles variations de taille des pontes, pouvant aller jusqu'à un œuf, chez les oiseaux nichant plusieurs fois en une saison. Il postulait aussi que la ponte d'un plus grand nombre d'œufs par nid se produisait, grâce au jeu d'une adaptation sélective, au moment où les conditions alimentaires seraient les meilleures pour le poussin qui naîtrait. Depuis, révisant son point de vue initial, Lack (1966) pense que l'abondance de nourriture constatée au moment de ces pontes sert d'abord à la femelle pour former ses œufs, puis accessoirement à ses jeunes.

TABLEAU 16

Distribution des pontes de 3 et 4 oeufs de *Lagonosticta senegalensis*

	Saisons de reproduction		Ensemble des 2 saisons
	1963/64	1964/65	
<u>Nombre total de pontes</u>	113	261	374
<u>Nombre de pontes</u>			
- de 3 oeufs	31	83	114
- de 4 oeufs	56	109	165
- de 3 et 4 oeufs	87	192	279
<u>Pourcentage de pontes</u>			
- de 3 oeufs	27	31	30
- de 4 oeufs	49	41	44
- de 3 et 4 oeufs	76	72	74

Cette nouvelle hypothèse de Lack paraît mieux s'adapter au cas de *Lagonosticta senegalensis* : il est en effet intéressant de noter une corrélation entre la fin de la saison des pluies et la date du maximum d'œufs par nid pour cette espèce ; pendant les étés 1963 et 1964, pluviosité et nombre de jours de pluie sont égaux, mais répartis différemment. En 1963, une saison des pluies longue de quatre mois à peu près également pluvieux (juillet-octobre) ; en 1964, une saison courte seulement de trois mois (juillet-septembre) avec un mois d'août totalisant à lui seul la moitié de la pluviosité totale. Malgré l'absence de données agrostologiques quantitatives, nous pensons qu'en 1964, une poussée plus rapide des Graminées renouela le tapis graminéen à une date plus précoce qu'en 1963 et expliquerait ainsi la date du maximum d'œufs par nid constatée pour cette année.

4) Succès à l'éclosion et à l'envol

Pour les saisons de reproduction 1963/64 et 1964/65, la moyenne annuelle de jeunes à l'envol est de 0,96 par nid en 1963/64 et 1,03 en 1964/65.

Il ressort de l'ensemble de nos comptages regroupés par « périodes » définies plus haut :

1) *Le succès à l'envol est maximum pour les pontes d'octobre et de novembre* ; il est semblable pour les deux saisons considérées : 1,2. *Les jeunes sont donc élevés plus aisément s'ils naissent entre la mi-octobre et la mi-décembre*. Cela revient à dire que pendant les mois d'octobre, novembre et décembre (« l'automne »), les parents rencontrent un ensemble de conditions plus favorables que pendant le reste de l'année. Et pourtant, à ce même moment, comme nous le verrons plus loin, leur tâche est alourdie par la présence de poussins *Hypochoera chalybeata* eux-mêmes à leur maximum numérique (tabl. 39).

2) *Le succès de l'envol est variable d'un été sur l'autre*. Seulement 0,6 poussin par nid pour les mois de juillet, août et septembre 1963 ; 1,1 pour les mêmes mois en 1964. Comme le succès à l'éclosion est à peu près semblable dans les deux cas (1,7 et 1,9), on doit attribuer les plus faibles succès de 1963 à une mortalité plus élevée pendant la période d'élevage au nid (61 % contre 38 %). Nous pouvons penser que les parents ont rencontré quelque difficulté à trouver la quantité de nourriture suffisante et que cette gêne proviendrait de la date de la saison des pluies. Sa longueur aurait entraîné une plus lente maturation des graines, rendant particulièrement critique pour les espèces typiquement granivores les mois d'août et de septembre.

Le succès des premières pontes tiendrait donc essentiellement à la précocité de la saison des pluies et à la répartition de la pluviosité. *De ce succès dépendrait le taux de productivité de la population nicheuse* : il serait, en effet, plus grand les années où les couvées nées en été réussissent, comme le suggère

le calcul théorique suivant. Si nous supposons qu'un couple se reproduit cinq fois en une saison et que la mortalité chez les adultes est constante tout au long de l'année (taux moyen annuel de 70 %), les jeunes nés d'une population nicheuse de 100 couples au 1^{er} août se répartissent comme suit :

TABLEAU 17

Taux de productivité de <i>Lagonosticta senegalae</i> en 1963/64 et en 1964/65		
Saisons de reproduction	1963/1964	1964/1965
Au 1 ^{er} août, 100 couples élèvent :	60,0 jeunes	110,0 jeunes
Au 1 ^{er} octobre, les 81,8 couples encore vivants élèvent :	98,1 jeunes	98,1 jeunes
Au 1 ^{er} décembre, les 66,8 couples encore vivants élèvent :	53,4 jeunes	66,8 jeunes
Au 1 ^{er} février, les 54,7 couples encore vivants élèvent :	59,6 jeunes	56,3 jeunes
Au 1 ^{er} avril, les 44,9 couples encore vivants élèvent :	28,7 jeunes	26,5 jeunes
Total de jeunes élevés par 100 couples	300,8 jeunes	357,7 jeunes
Total de jeunes élevés par un couple	3,0 jeunes	3,5 jeunes

En résumé, le succès à l'éclosion et à l'envol s'établit donc ainsi : succès jusqu'à l'envol d'un quart environ des œufs pondus (28 %), un tiers (37 %) des parents sont capables de mener à bien leur nichée. Le maximum d'échecs se produit pendant l'incubation où l'on enregistre l'abandon de la moitié des œufs pondus (53 %). Ce succès à l'envol est un des plus faibles jusqu'ici connus pour les petits Passereaux. En zone tempérée, on observe une réussite de la moitié des œufs pondus pour les espèces nichant dans les nids ouverts et des deux tiers pour celles nichant dans des trous (Lack, 1966). Le nid de l'Amarante n'appartient exactement à aucune de ces catégories : il est polymorphe, fermé ou ouvert ou intermédiaire entre ces deux formes, généralement caché à terre ou à faible hauteur dans les buissons et les toits en paille. Il apparaît cependant mieux protégé qu'un nid ouvert et sa réussite à l'envol devrait être meilleure si on s'en réfère à cette classification.

5) Taux de natalité et de productivité

Le taux de natalité (nombre moyen d'œufs pondus par couple au cours d'une saison de reproduction) et le taux de productivité (nombre moyen de jeunes élevés jusqu'à l'envol par couple au cours d'une saison de reproduction) dépendent à la fois du nombre de couvées assurées par ce couple pendant une saison de reproduction, du nombre d'œufs pondus et de jeunes à l'envol pour chacune des couvées. Chez *Lagonosticta senegalae*, ces deux taux théoriques sont aisément calculables à partir des moyennes obtenues pendant les deux saisons de reproduction 1963/64 et 1964/65. Le tableau 18 indique un taux moyen de natalité de 12,0 œufs et un taux de productivité de 3,3 jeunes. C'est sans doute là un maximum car le calcul repose sur l'hypothèse de 5 nidifications par an. Pour quatre nidifications, le taux de natalité serait de 10,5 œufs et celui de productivité de 3,1 jeunes. Ces résultats sont légèrement plus faibles que

T A B L E A U 18

SUCCÈS À L'ENVOI DES PONTES POUR LES SAISONS 1963/64 ET 1964/65 - TAUX DE NATALITÉ ET DE PRODUCTIVITÉ D'UN COUPLE DE *LAGONOSTICTA SENEGALA*

I - Nombres totaux de nids, d'œufs pondus, d'œufs éclos et de jeunes à l'envol

Période de la ponte	Nids	Œufs pondus	Œufs éclos	Juvéniles à l'envol
Juillet/Septembre	82	300	146	77
Octobre/Novembre	87	317	146	107
Décembre/Janvier	91	311	156	89
Février/Mars	87	302	130	91
Avril/Mai	27	88	27	16
Nombres totaux	374	1 318	605	380

II - Nombres moyens d'œufs pondus, d'œufs éclos et de juvéniles à l'envol par nid

Période de la ponte	Œufs pondus	Œufs éclos	Juvéniles à l'envol
Juillet/Septembre	3,60	1,78	0,85
Octobre/Novembre	3,55	1,67	1,20
Décembre/Janvier	3,40	1,71	0,90
Février/Mars	3,47	1,49	0,93
Avril/Mai	3,25	1,00	0,59
Nombres moyens	3,52	1,64	1,01

III - Taux de natalité et de productivité

Période de la ponte	% de couples se reproduisant	Taux de natalité	Taux d'éclosion	Taux de productivité
Juillet/Septembre	1,00	3,60	1,78	0,85
Octobre/Novembre	0,81	2,87	1,36	1,09
Décembre/Janvier	0,66	2,24	1,12	0,66
Février/Mars	0,54	1,87	0,73	0,51
Avril/Mai	0,44	1,43	0,44	0,26
		12,01	5,43	3,37

+ : Compte tenu de la mortalité sévissant continuellement pendant la saison de reproduction.

ceux connus chez d'autres petits Passereaux de zone tempérée. À titre d'exemple et d'après Lack (1966), pour *Ficedula hypoleuca*, une seule ponte dont le nombre moyen d'œufs varie entre 6,5 et 7,5 selon l'année, taux de productivité : 4 à 7 jeunes ; pour *Turdus merula*, 2 à 3 pontes par an avec un nombre moyen d'œufs par nid compris entre 2,7 et 4,6 ; taux de productivité : 4,1 jeunes.

Une autre valeur intéressante est le *pourcentage de jeunes nés dans une année et encore vivants au début de la nouvelle saison de reproduction*. Dans une population animale en équilibre, ceux-ci viennent remplacer les adultes morts au cours de cette même année : chez *Lagonosticta senegala* où le taux de mortalité annuelle des adultes est de 70 %, cet équilibre est réalisé par la mort d'un peu plus de la moitié des jeunes qui se sont envolés. La descendance d'un couple ayant pondu 12,0 œufs dans une saison de reproduction tombe à 1,6 au début d'une nouvelle saison de reproduction, soit un succès de 14 % des œufs pondus. Lack (1966) a établi que ce taux de réussite est compris entre 8 et 18 % pour différentes espèces d'oiseaux. Nos résultats concordent donc bien avec les siens.

Pour cet auteur, toutefois, la mortalité chez les jeunes ayant acquis l'indépendance est plus élevée que celle des adultes. C'est le contraire qui se produit chez *Lagonosticta senegala* : la mortalité des jeunes est estimée à 50 % environ à partir du départ du nid, c'est-à-dire que ce taux de mortalité recouvre deux périodes distinctes pour Lack : élevage des oisillons par les parents après le départ du nid jusqu'à leur indépendance, puis vie autonome jusqu'à la nouvelle saison de reproduction. En réalité, les taux de mortalité calculés respectivement par Lack et nous-même s'appliquent à deux modes de reproduction différents. Lack a seulement étudié les espèces ayant une seule saison de reproduction ou plusieurs, mais à des dates suffisamment rapprochées pour que l'ensemble des jeunes commencent à se nourrir par eux-mêmes à peu près au même moment. La mortalité s'exerce donc pendant la même durée sur l'ensemble de la population juvénile. Du fait de la reproduction étagée sur dix mois du *Lagonosticta senegala*, la mortalité calculée est la moyenne de la somme des taux de mortalité pour chacune des cohortes. Il est très vraisemblable qu'au 1^{er} août (date du début d'une nouvelle saison de reproduction), le pourcentage de morts chez les jeunes nés au mois d'août de l'année précédente est beaucoup plus élevé que celui des jeunes appartenant aux cohortes qui naissent plus tard. *Il faut donc retenir* qu'un même succès des pontes au début d'une nouvelle saison de reproduction est acquis par *Lagonosticta senegala* par une voie différente de celle analysée jusqu'à maintenant : mortalité beaucoup plus élevée pendant l'incubation des œufs et beaucoup plus faible chez les oisillons une fois envolés.

Table de survie : la connaissance des taux de mortalité aux différentes périodes de la vie de *Lagonosticta senegala* nous permet de dresser la table de survie de cette espèce vivant à Richard-Toll (tabl. 19 et fig. 11).

TABLEAU 19

TABLE DE SURVIE DE *LAGONOSTICTA SENEGALA*

à RICHARD-TOLL

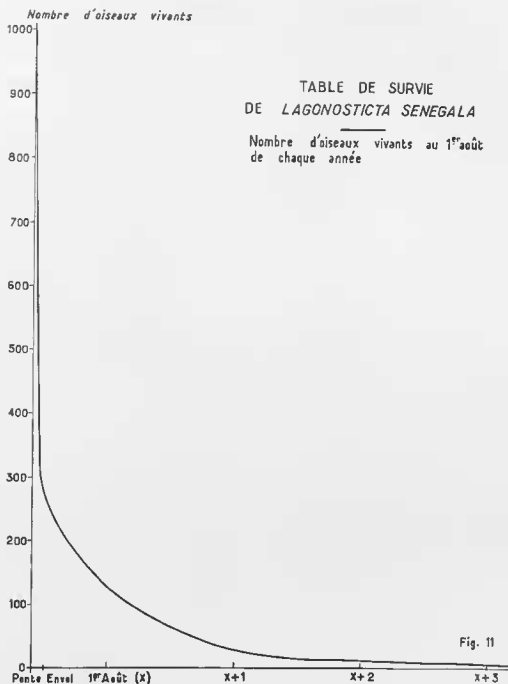
Catégorie d'âge	Nombre d'oiseaux		Encore en vie à la fin de la période considérée
	en vie au début de la période considérée	mourant pendant la période considérée	
0 - X. ⁽¹⁾			
Incubation (0-13 jours)	1 000	550	450
Elevage (14-30 jours)	450	170	280
De l'envol au 1 ^{er} août	280	140	140
X à X + 1	140	106	034
X + 1 à X + 2	34	.21	13
X + 2 à X + 3	13	7	6
X + 3 à X + 4	6	3	3
X + 4 à X + 5	3	-	-

(1) Compte-tenu de l'étalement des naissances et de l'acquisition du plumage adulte au 1^{er} août, la première classe d'âge est dénommée 0 - X au lieu de 0 - 1 an, comme on le fait habituellement.

D. — DISCUSSION DE QUELQUES-UNS DES PROBLÈMES POSÉS

1) Relation entre mue et reproduction

A la différence de la plupart des espèces aviennes dont la mue a lieu avant ou après la saison de reproduction, ces deux états peuvent coïncider dans la vie de l'Anarante, à la fois chez les juvéniles et les adultes.



chez les juvéniles

Il est d'abord nécessaire de rappeler les deux points suivants de la biologie de l'Amarante :

- sa reproduction commence à 4 mois en plumage juvénile,
- sa ponte est arrêtée pendant une courte période de l'année (entre la deuxième décade de mai et la troisième décade de juillet) : cette période sera appelée « période défavorable à la reproduction » par opposition à la « période défavorable à la mue » constatée en décembre-janvier.

Ces observations permettent de répartir les cohortes en trois catégories :

- dans la première, on trouve les cohortes premières-nées aptes à se reproduire dans la saison de reproduction même où elles sont nées : elles nichent en plumage juvénile ;
- dans la seconde, on recense les cohortes suivantes qui auraient l'âge de se reproduire à la période défavorable à la reproduction : elles continuent de muer si bien que leur mue juvénile est achevée au moment où la reproduction reprend : elles nichent pour la première fois en plumage adulte ;
- dans la troisième enfin, les dernières cohortes de la saison deviennent sexuellement mûres au moment où débute une nouvelle saison de reproduction : elles aussi se reproduisent en plumage juvénile.

Or, une relation entre durée de mue et aptitude à se reproduire se dégage immédiatement : cette durée est minimum pour les Amarantes appartenant à la deuxième catégorie, c'est-à-dire pour ceux dont la mue a lieu se déroule presque entièrement pendant la période défavorable à la reproduction. L'allongement de la durée de la mue en rapport avec l'aptitude des juvéniles à se reproduire est bien mise en évidence dans le cas des cohortes dernières-nées : la vitesse de leur mue commencée pendant la période défavorable à la reproduction est beaucoup plus rapide que pour les autres cohortes ; mais dès la reprise de la reproduction, elle diminue considérablement. Ce ralentissement ne semble pas devoir être attribué aux conditions climatiques, car, soumise à ces mêmes conditions, la cohorte nouvellement née (celle d'août qui est encore trop jeune pour se reproduire) mue beaucoup plus vite que son aînée.

Les rapports entre mue et reproduction chez les juvéniles laissent néanmoins une question en suspens, car, les recensements ont montré le faible nombre de juvéniles nichant. Il faudrait donc déduire que même si les oiseaux d'une cohorte ne parviennent pas à nicher, il existerait chez eux un début d'activité sexuelle qui serait suffisant pour exercer une action partiellement antagoniste sur la vitesse de la mue.

chez les adultes

L'arrêt de la reproduction (deux mois environ) pendant un temps inférieur à la durée individuelle de la mue (trois mois et demi au moins) en même temps que le fait d'une nidification assurée continuellement par les mêmes parents conduisent à la conclusion qu'il y a chevauchement des deux activités ; on en trouve confirmation dans l'examen du plumage des adultes en train de nicher : leur pourcentage augmente au fur et à mesure de l'avancement de la saison de reproduction et d'une façon parallèle à celle constatée dans les captures fournies par les filets (tabl. 20).

Le problème posé par l'examen des peaux d'Estrildidés conservés dans les musées trouve donc ici sa solution. Cet examen avait, en effet, conduit à penser à la simultanéité possible de ces deux activités, mais on s'interrogeait néanmoins sur la signification à donner à l'état des gonades : reproduction effective, développement incomplet ou régression inachevée (Payne, 1969).

Ces observations ne sont pas suffisantes pour connaître l'influence mutuelle de ces activités : les durées particulièrement longues de la mue constatées chez certains individus pourraient y trouver une explication et peut-être la mue interférerait-elle de son côté sur la reproduction en étant responsable de l'échec de certaines couvées en cours.

Les espèces tropicales à longue saison de reproduction se classent en deux catégories distinctes suivant leur comportement vis-à-vis de la mue : pour les unes, la reproduction est uniquement assurée par les individus qui ne muent pas, comme cela se produit sur 2 Manakins de l'île de la Trinité : *Manacus manacus* et *Pipra erythrocephala* (Snow et Snow, 1964) ; pour les autres, mue et reproduction sont simultanées : en Australie, chez *Stomiopera unicolor*, *Meliphaga virescens* et *Artamus melanops*, *Pterodocys mazine* et *Struthidea cinerea* (Immelmann, 1963b). Mais là encore, la mue peut s'arrêter pen-

TABLEAU 20

COMPARAISON DE L'AVANCEMENT DE LA MUE CHEZ LES ADULTES DE
LAGONOSTICTA SENEGALA CAPTURES SUR LES NIDS OU DANS LES FILETS

Mois	Février	Mars	Avril	Mai
<u>Nombre d'oiseaux nidificateurs :</u>				
- total capturé	66	45	39	6
- en mue	1	4	17	5
<u>Pourcentage d'oiseaux en mue :</u>				
- sur les nids	1,2	8,8	43,2	83,3
- capturés dans les filets	10,2	27,5	66,6	89,7
<u>Etat de la mue des oiseaux nidificateurs :</u>				
- primaires en mue	1	1	1 et 2	1, 2 et 3

N. B. - En juillet, 3 parents sur 6 finissaient leur mue ; en août, 1 mâle d'âge parfaitement connu (de plus d'un an) était encore en mue.

dant la reproduction chez *Pycnonotus xanthopygus* (Moreau, 1947), *Columba gallina talpacoti* (Snow et Snow, 1964), *Amandava amandava* (Goodwin, 1960) et *Zonotrichia capensis* (Miller, 1962), ou se poursuivre chez *Melospitacus undulatus*, *Artamus melanops*, *Taenopygia castanotis* et *Emblema picta* (Innemann, 1963). Ce serait donc dans ce dernier groupe qu'il faudrait classer *Lagonosticta senegala*.

2) Causes de mortalité chez *Lagonosticta senegala*

Le taux de mortalité si élevé, tant au nid que chez les adultes, demande qu'on en recherche les causes. Nous étudierons d'abord le rôle joué par certains facteurs généralement invoqués dans ces conditions (nourriture, prédation, maladies), puis nous examinerons si la principale raison ne tiendrait pas au type de reproduction du *Lagonosticta senegala*.

a) *Nourriture*. Elle peut jouer par la quantité disponible et sa qualité :

Abondance et disponibilité : la nourriture est uniquement constituée de petites graines, ce qui met théoriquement cet oiseau en concurrence directe avec les autres oiseaux granivores de la savane. Dès 1934, Gause écrivait : « As a result of competition two similar species scarcely ever occupy similar niches, but displace each other in such a manner that each takes possession of certain peculiar kinds of foods and modes of life in which it has an advantage over its competitor ». Nous développerons dans un chapitre ultérieur les raisons qui nous font penser que c'est par son mode de vie que *Lagonosticta senegala* échapperait à une trop forte pression des autres oiseaux granivores. Cependant, l'absence de toute donnée quantitative sur la production des Graminées en savane ne nous permet d'établir aucune corrélation dûment fondée, comme Lack et ses élèves ont tenté de la faire pour différentes espèces en zone tempérée.

Qualité : chez cette espèce strictement granivore de la naissance à la mort, on peut se demander comment sont couverts les besoins en protéines, surtout au cours de la croissance. On doit évidemment admettre que les graines de graminées dont elle se nourrit contiennent les protéines nécessaires, en quantité et en qualité. Mais toutes les espèces de graines ont-elles la même valeur nutritive ? Leur composition change-t-elle avec la maturation et la dessiccation ?... Faute d'analyse biochimiques des graines et ignorant les besoins alimentaires de *Lagonosticta senegala*, nous ne pouvons conclure si ce régime n'est pas, d'une manière ou d'une autre, un facteur limitant.

b) *Maladies*. Aucune maladie ne semble sévir dans la population de Richard-Toll.

c) *Prédation*. Même en absence de tout comptage, nous pouvons croire à son importance d'autant plus qu'elle joue aussi bien de jour et de nuit, à terre que dans les buissons. Les prédateurs sont nombreux ; les Mammifères indigènes de petite taille abondent, protégés de l'homme par leur mœurs nocturnes. Le plus sérieux nous paraît être la Genette, *Genetta senegalensis* dont l'agilité lui permet de se glisser aisément dans les buissons où précisément *Lagonosticta senegala* dort et niche. Des oiseaux, ceux-là diurnes, leur font la chasse : *Centropus senegalensis*, *Falco chiquera ruficollis* et *Accipiter badius sphenurus*. Accidentellement, deux Reptiles, *Psammodromus* sp. et *Varanus niloticus* et un Amphibien, *Rana tigrina* les capturent au sol. A tous ces prédateurs sauvages s'ajoutent les Chats haretts dont le pullulement est lié à la présence d'une nombreuse population humaine dans des conditions qui leur semblent par ailleurs favorables.

Enfin, dans certaines régions du Sénégal, mais non pas à Richard-Toll même, la prédation humaine intervient également : les oiselleurs capturent *Lagonosticta senegala* et beaucoup d'autres Estrildidés à des fins commerciales.

d) La principale cause de mortalité pourrait dépendre du mode même de reproduction du *Lagonosticta senegala*. On sait que trois couples sur quatre nichant au début d'une saison de reproduction sont nés dans la saison précédente et qu'un certain nombre d'oiseaux se reproduisent, âgés seulement de quelques mois. Cette étude est la première qui soit consacrée à une espèce commençant à nidifier à moins d'un an. Pour nous, ce serait la précocité de la reproduction qui serait responsable d'une bonne partie des échecs survenant pendant la nidification (donc de la mort des poussins dans l'œuf ou tout juste nés).

Avancer cette hypothèse nous oblige à prendre position dans la discussion qui oppose actuellement deux écoles anglaises : celle de Lack (1954) et celle de Wynne-Edwards (1962). Si on admet à la suite de ces deux ornithologistes que dans un milieu stable, une population animale reste en équilibre, il s'ensuit qu'au début d'une nouvelle saison de reproduction, les couples adultes morts au cours de la précédente année sont remplacés par un nombre équivalent de couples qui ne se sont jamais encore reproduits.

Pour Lack, partisan de la « reproduction maximum », cet équilibre serait obtenu par le jeu des facteurs liés à la densité et agissant sur la mortalité (density-dependant factors) tels que limitation de nourriture, maladies, prédation. Pour cet auteur, (1966, p. 174) la forte mortalité du *Lagonosticta senegala* serait une conséquence inévitable de sa productivité élevée. Une espèce nicherait pour la première fois à un âge tel qu'elle puisse élever ses jeunes sans risque excessif pour elle-même. S'il n'en était pas ainsi, la reproduction serait inefficace (moindre succès de l'élevage des jeunes quand il est assuré par de jeunes parents) et dangereux (chances de survie de ces jeunes parents diminuées).

Wynne-Edwards, partisan de la « reproduction ajustée », considère que la population exercerait une sorte de contrôle des naissances tel que celles-ci soient ajustées à la mortalité ; chez une espèce, l'âge de la première nidification serait celui qui permettrait le renouvellement de la population sans créer pour autant d'excédents. Pour étayer son hypothèse, Wynne-Edwards a eu le grand mérite, selon Lack (1966, p. 308), d'établir une relation entre la longévité d'une espèce, son poids, l'âge de sa maturité sexuelle et son taux de natalité. Pour les espèces à grande longévité, qui ont généralement un poids élevé, il a été démontré que la natalité est généralement faible et le nombre de géniteurs réduit ; dans ces populations, on trouve toujours une « réserve » d'individus relativement jeunes et théoriquement aptes à se reproduire, mais qui ne le font pas, car occupant une position sociale inférieure, ils en seraient empêchés par ceux qui leur sont hiérarchiquement supérieurs. Le cas offert par l'Amarante et jamais encore étudié est exactement l'opposé : cette espèce à très courte longévité devrait donc avoir

une très forte mortalité qu'elle compenserait par une natalité élevée et la « mobilisation » de tous les individus disponibles pour une reproduction accélérée.

Nous allons exposer la réalité des risques mentionnés par Lack et la façon dont la population pourrait intervenir, selon Wynne-Edwards, sur la reproduction des jeunes cohortes :

Risques d'une reproduction trop précoce : ils ne présentent sans doute pas la gravité à laquelle Lack songeait mais n'en existent pas moins. S'il est impossible de déterminer exactement l'influence d'une reproduction précoce sur les chances de survie des parents, il est beaucoup plus facile de parler de l'inefficacité — relative — de cette reproduction. Au cours de notre étude sur la nidification, nous avons montré que les pertes les plus importantes se produisaient pendant l'incubation. Or, c'est un fait connu, rappelé par Lack (1966), que la taille des pontes est plus faible chez les femelles les plus jeunes. Nous avons par ailleurs constaté que le succès à l'éclosion est nettement plus important pour les pontes contenant un nombre plus grand d'œufs — que ces pontes soient pures, c'est-à-dire composées uniquement d'œufs de *Lagonosticta senegala* ou parasitées. Nous en avons déduit que ce meilleur succès serait dû à une stimulation du comportement incubateur chez les parents (cf. parasitisme). Nous pensons donc pouvoir conclure que bon nombre de pontes sont abandonnées en cours d'incubation parce que leur trop faible taille, CONSÉQUENCE DE LA PRÉCOCITÉ DES FEMELLES PONDEUSES, ne fournit pas le stimulus nécessaire aux parents.

À partir de décembre et de janvier, quelques oiseaux nés au début de cette même saison de reproduction nichent eux aussi. À l'occasion de nos comptages sur les nids (tabl. 21), nous avons pu les dénombrer et noter la plus faible taille de leur ponte et leur succès dérisoire à l'envol. L'effort de reproduction fourni par ces cohortes à cette période de l'année n'apporte pratiquement rien à l'espèce. Un recensement identique est impossible à faire au début d'une nouvelle saison de reproduction, car, pour obtenir un nombre suffisant de contrôles sur les nids, il exigerait le marquage d'un grand nombre d'oiseaux d'âge connu dans les mois qui précèdent la nidification.

Rôle joué par la population sur les éléments les plus jeunes : le rôle joué par la population sur les éléments les plus jeunes est illustré, nous semble-t-il, par le comportement des cohortes âgées de cinq à six mois, lesquelles peuvent être déjà sexuellement mûres. Or, les cohortes nées au début de la saison de reproduction (à partir d'août) atteignent cet âge vers janvier, au moment où la population adulte est en pleine reproduction : peu d'individus jeunes nichent. Au contraire, les cohortes nées en fin de saison de reproduction (mars-avril) parviennent à ce même âge au début d'une nouvelle saison de reproduction : tous les individus entrent en nidification.

Certes, on pourrait penser que cette différence de comportement tient à une raison physiologique : concurrence entre mue et reproduction pour les cohortes nées au début de la saison de reproduction. Mais, nous croyons, pour notre part, que la principale raison tient à une *différence de plumage* entre les mâles de ces différentes cohortes. En effet, les cohortes qui pourraient être sexuellement mûres en décembre-janvier portent toujours un plumage juvénile : tous les mâles nicheurs de cette catégorie que nous avons capturés ne se distinguent guère des femelles, sinon par la présence de quelques plumes rouges éparses sur le corps, alors qu'en août (début d'une nouvelle saison de reproduction) tous les mâles portent le même plumage d'adulte.

Le rôle du plumage de l'adulte ne peut donc plus être celui que lui attribue Morris (1954) lors de la parade de la plume, puisque des mâles en plumage féminin et dépourvus de tout point blanc sur les flancs peuvent s'apparier et se reproduire (le stimulus-signal visuel pour la femelle serait à rechercher dans les marques buccales du mâle). Ce plumage rouge d'adulte aurait une valeur sociale conférant à celui qui en est porteur une position plus élevée dans la hiérarchie. Or, justement Wynne-Edwards (1962) pense que la moindre fertilité des éléments les plus jeunes tiendrait à leur position sociale inférieure. En janvier-février, le port d'un plumage juvénile mettrait ces jeunes mâles virtuellement mûres dans une situation encore plus basse. En août, au début d'une nouvelle saison de reproduction, il en est tout autrement : la concurrence entre mâles de différents âges est beaucoup plus faible, parce que les mâles âgés de plus d'un an sont devenus minoritaires du fait de la mortalité, et aussi parce que les mâles les plus jeunes portent le même plumage d'adulte. Quant aux femelles dont les plumages juvénile et adulte sont presque semblables, celles-ci sont le plus souvent dans l'impossibilité de rencontrer un partenaire sexuellement mûr car les mâles de leur âge ont moins de chance d'être en état de se repro-

TABLEAU 21

SUGGES A L'ENVOL DES PONTES DE LAGONOSTICTA SENEGALA POUR LES COUPLES DONT UN PARTENAIRE AU MOINS NICHE PENDANT LA SAISON DE REPRODUCTION OU IL EST NE

Date de la ponte 1964/65	Age du couple		Nombre				H. c. Oeufs	Observations		
	Mâle	Femelle	Oeufs pondu	L. s.	Juv. à l'envol	H. c.				
	Ad. Juv.	Ad. Juv.		Oeufs					éclos	
1ère décade décembre	x		x	1	-	-	2	♀	née le 5. 9. 1964	
3ème " décembre	x		x	2	-	-	-	-	même couple	
2ème " janvier	x	x	x	3	3	-	-	♀	née le 7. 8. 1964	
1ère " janvier		x	x	3	1	-	2			
2ème " janvier	x		x	2	2	2	-			
1ère " janvier		x	x	3	-	-	-			
2ème " janvier	x		x	3	-	-	-			
1ère " février		x	x	3	-	-	-	4		
1ère " février		x	x	3	3	1	-	♂	né le 24.9.1964, contrôlé le 16.5.1965 achevant la mue de ses primaires	
2ème " février		x	x	2	-	-	4			
3ème " février		x	x	2	-	-	1			
1ère " mars	x		x	4	4	1	-			
3ème " mars		x	?	3	-	-	-	♀	non capturée	
1ère " mars	?	?	x	3	-	-	-	♂	non capturé	
1ère " mars		x	?	2	-	-	4	♂	né le 8. 11. 1964	
Nombres totaux			6	8	-	13	39	13	4	17
Nombre moyen par nid						2,6	0,8	0,2		1,1
Nombre moyen pour l'ensemble de la population nicheuse						3,5	1,6	1,0		

duire et les autres restent fidèles à leur partenaire. C'est donc à l'occasion d'un décès ou d'un divorce que le mâle en plumage d'adulte prendra parfois une nouvelle partenaire beaucoup plus jeune. Cette hypothèse expliquerait pourquoi nos recensements aux mois de janvier et février des couples nicheurs de moins d'un an font apparaître une plus forte proportion de femelles : 13 femelles contre 8 mâles.

La théorie de Wynne-Edwards nous aide encore à comprendre les différences de comportement observées entre ces cohortes de même âge. Au mois de janvier, au moment où les cohortes-nées au début de la saison de reproduction pourraient se reproduire, la situation se présente ainsi : la population totale est proche de son maximum numérique, tandis que la population adulte est approximativement réduite à la moitié de ce qu'elle était en août ; le nombre de jeunes qu'elle élèvera ne peut donc plus être très grand, il servira à maintenir la population totale à son niveau. Si les jeunes cohortes se mettaient à nicher aussi avec succès, leur descendance augmenterait d'autant la population totale au moment précisément où les ressources alimentaires commencent à diminuer. On risquerait alors la surpopulation et, par là-même, une mort par famine. Au lieu de cela, ces cohortes, échappant aux risques d'une reproduction trop précoce, poursuivent un développement normal de jeunes et on peut supposer qu'elles atteindront le début de la nouvelle saison de reproduction dans de bonnes conditions, ayant sans doute déjà constitué des couples.

Au mois d'août, quand les cohortes nées à la fin de la saison de reproduction parviennent au même âge, les conditions sont très différentes : la population totale est à son minimum ; les oiseaux de plus d'un an ne forment plus que le quart des effectifs. En outre, les ressources alimentaires redeviendront bientôt abondantes. Toutes les conditions semblent réunies pour que la reproduction du *Lagonosticta senegala* soit assurée par le plus grand nombre.

3) Déterminisme de la mue et de la reproduction

A Richard-Toll, cette saison de reproduction, longue de dix mois, confère au cycle annuel de l'Amarante une physionomie particulière. Bien que ce trait soit inconnu chez les espèces de zone tempérée, il n'est pas rare chez celles de zone tropicale (Miller, 1962 ; Morel et Morel, 1962 ; Suow et Snow, 1963 ; Immelmann, 1963 et 1967 ; Wolf, 1969). Les problèmes relatifs à la mue et la reproduction doivent, de ce fait, être reconsidérés.

Si, jusqu'ici, il est admis que la mue est reléguée, par voie évolutive, à une période défavorable à la reproduction, cette hypothèse est maintenant controversée pour les zones tropicales. Tandis que Wolf (1969) pense qu'elle garde toute sa valeur, Miller (1962), Snow et Snow (1964) la rejettent en attribuant le rôle principal à la mue. Cette dernière serait déclenchée par quelque facteur récurrent du milieu.

Sans prendre nettement partie dans cette discussion, nous voudrions passer en revue les différents facteurs qui peuvent jouer un rôle dans le déterminisme de la mue et de la reproduction et connaître ainsi ceux qui paraissent prépondérants dans la vie de l'Amarante.

Cycle annuel.

Il importe tout d'abord de définir le cycle annuel de l'Amarante par rapport à celui des autres espèces de zone tropicale, ayant elles-mêmes une longue saison de reproduction.

En Amérique Centrale, par exemple (Miller, 1962 ; Wolf, 1969), les deux pics de reproduction notés au cours de l'année correspondent à deux périodes de pontes séparées chacune par une période d'inactivité sexuelle avec régression des gonades : il existe donc pour ces espèces deux saisons de reproduction dans une seule année.

A Richard-Toll, l'Amarante se comporte différemment ; nous avons montré que ce sont les mêmes parents qui assurent les quatre ou cinq nidifications annuelles. Il y a donc une seule saison de reproduction par an.

Facteurs de régulation.

Ils ont diverses origines : l'oiseau lui-même (son cycle interne) et le milieu dans lequel il vit. Ce dernier peut agir de différentes façons : les facteurs climatiques, botaniques, etc. ayant une action lointaine ou immédiate sur la reproduction (« Ultimate et proximate factors » de Baker, 1938) ; les facteurs sociaux, venant des congénères et aidant à la synchronisation des activités des membres d'une population (Immelmann, 1963 ; Kunkel, 1966) ; enfin, les facteurs concurrentiels, tenant à la présence de plusieurs espèces dans le même milieu.

Cycle interne.

A Richard-Toll, le cycle interne de l'Amarante paraît jouer un rôle prépondérant.

En effet, malgré les notables changements climatiques et botaniques au cours d'une année et leurs variations d'une année sur l'autre, la reproduction des individus en plumage adulte a toujours lieu aux mêmes dates (p. 36). Quant à celle des individus en plumage juvénile, elle dépend essentiellement de leur âge.

Par ailleurs, l'étude de la mue a bien mis en évidence que les mêmes facteurs climatiques ne provoquent pas une réponse identique sur l'ensemble de la population : la mue des adultes n'est pas parfaitement synchrone. Quant aux juvéniles, ils la commencent toujours âgés de six semaines.

Ces conclusions ne manquent pas d'être surprenantes quand on connaît l'alternance marquée des saisons dans le Sahel. Elles viennent à l'encontre de cette règle généralement admise que le cycle annuel d'un oiseau est d'autant plus tributaire de sa régulation interne que les écarts climatiques sont plus faibles (Immelmann, 1963).

Facteurs externes à action lointaine (« Ultimate Factors » de Baker)

Depuis Baker, on a l'habitude de classer sous cette rubrique : nourriture, disponibilité des lieux de nidification et des matériaux de construction. Ces facteurs conditionnent le succès de la reproduction et ont été sélectionnés par l'évolution.

Nourriture : c'est le facteur le mieux étudié depuis que Lack (1954) a insisté sur sa nécessité dans la formation des œufs et / ou le nourrissage des jeunes par les parents. Cette influence, bien prouvée pour les régions de zone tempérée, devient plus contestable pour certaines espèces des zones tropicales qui disposent toute l'année d'une nourriture abondante.

C'est le cas de l'Amarante qui profiterait, semble-t-il, toute l'année d'un approvisionnement en graines satisfaisant.

Cette hypothèse mérite toutefois d'être discutée. Ward (1965) objecterait qu'au début de la saison humide, les pluies provoquent la levée des graines, entraînant leur disparition complète du sol. Sans vouloir nier le bien fondé de cette remarque, nous pensons qu'elle n'est pas aussi absolue que le voudrait son auteur et ceci pour plusieurs raisons :

1° tout d'abord, le calendrier de germination des espèces botaniques s'étend sur plusieurs semaines, 2° le cycle de certaines plantes dans ces régions subdésertiques est si court qu'elles arrivent à fructification au moment où d'autres commencent à germer,

3° il est enfin probable qu'il reste dans le sol des graines qui ont perdu tout pouvoir germinatif mais qui sont toujours bonnes à la consommation. Nous-même avons constaté qu'à la fin juillet, *Passer luteus* et *Amadina fasciata* se nourrissent encore de graines dans une savane pourtant verdoyante grâce à la poussée des premières Graminées.

La quantité de graines disponibles varie donc au cours de l'année : minimum au début de la saison humide, elle atteint rapidement son maximum à la fin de cette même saison, c'est-à-dire deux à trois mois après. C'est à ce moment que les graines tombent à terre, constituant une réserve qui ne sera plus renouvelée que l'année suivante. Ces fluctuations quantitatives ne sont pas sans intervenir sur les modalités de la reproduction de l'Amarante : une production plus importante de jeunes coïncide avec les mois de nourriture pléthorique (octobre-novembre). Le succès des premières pontes (juillet-août) dépend de la précocité des pluies qui permettent la reconstitution du stock graminéen.

L'Amarante, toutefois, s'oppose aux espèces dont la saison de reproduction est exactement adaptée aux conditions extérieures, tel le Mange-inil, *Quelea quelea*. Le début de sa reproduction a toujours lieu dans la dernière décade de juillet, au moment précisément où les conditions alimentaires sont les plus mauvaises. Quant à la mue, celle-ci paraît dépendre d'autres conditions que la nourriture.

Disponibilité des lieux de nidification et des matériaux de construction. On ne peut attribuer aucun rôle essentiel à ces deux facteurs car l'Amarante établit son nid dans des endroits variés et les matériaux qu'il utilise pour sa construction n'offrent aucune spécificité. L'herbe sèche, les feuilles mortes et les plumes dont il se sert se trouvent aisément à n'importe quel moment de l'année (tabl. 42).

Dans le cas de l'Amarante vivant à Richard-Toll, il n'est donc pas possible de mettre en évidence un facteur à action lointaine qui régèlerait son cycle annuel. En Australie, au contraire, l'abondance de la nourriture pour la plupart des Estrildidés et la disponibilité des matériaux de construction pour quelques autres jouent ce rôle (Lummelmann, 1963).

Facteurs à action immédiate (« Proximate Factors »)

Agissant comme déclencheurs de la reproduction, ils regroupent : durée de l'éclairement journalier, pluies, changements de température.

Durée de l'éclairement journalier. L'influence de l'allongement de la durée d'éclairement, prouvée pour les espèces de zone tempérée, est beaucoup plus discutée pour les espèces tropicales.

Il semble bien qu'en Amérique Centrale (10°N) elles ne sont pas directement responsables des pics de reproduction notés au printemps. De toute façon, certaines espèces y sont insensibles. *Zonotrichia costaricensis*, par exemple, niche au Costa Rica toute l'année, même pendant les jours les plus courts (moins de douze heures d'éclairement) (Wolf, 1969). Nous retrouverons un fait semblable à

Richard-Toll avec l'Amarante : sa nidification cesse quand les jours sont les plus longs pour reprendre après ; quant aux juvéniles, ils se mettent à nicher au solstice d'hiver.

Au laboratoire, le cycle annuel d'un autre Estrildidé, *Estrilda amandava*, n'est pas perturbé par les variations de durée d'éclairement journalier (Thapliyal et Tewary, 1964). Tout au plus, une diminution trop importante de cette dernière intervient sur le processus de la mue en l'arrêtant. On pourrait, sans doute, rapprocher ce fait de celui observé chez l'Amarante de Richard-Toll : les mois où la mue cesse presque complètement (décembre-janvier) sont ceux où les jours sont les plus courts. La durée de l'éclairement journalier serait alors tombée en-dessous du seuil nécessaire à l'excitation de l'hypothalamus sous la dépendance duquel se trouve la mue (Thapliyal et Saxena, 1964).

En Australie, les Estrildidés ont un comportement semblable pour la mue et différent pour la reproduction, puisque, pendant les jours courts et frais de l'hiver austral, ils ne nient ni ne se reproduisent (Immelmann, 1963).

Pluies. C'est encore un facteur climatique dont l'action est très discutée pour les oiseaux tropicaux. Pour certains auteurs (Serventy et Marshall, 1957), elle déclenche la reproduction. Pour d'autres, comme Miller (1963), qui pensent que l'agent régulateur du cycle annuel d'un oiseau est la mue, celle-ci serait provoquée par quelques facteurs récurrents associés à l'assèchement des mares et à l'augmentation de la durée de l'ensoleillement. On peut se demander si ces mêmes facteurs n'interviennent pas dans le cas de l'Amarante car si celui-ci peut muer toute l'année (sauf en décembre et janvier) c'est pendant la deuxième partie de la saison sèche (où de telles conditions sont réalisées) que la population en plumage adulte mue en totalité et qu'on assiste à une accélération de la mue pour la population en plumage juvénile.

Changements de température. En Colombie (Miller, 1963) et au Costa Rica (Wolf, 1969) on ne note aucune influence des changements de température sur la reproduction. Il est vrai que dans ces régions tropicales humides, les moyennes des températures mensuelles sont relativement faibles et subissent peu de variations au cours de l'année (min. 13°C et max. 17°C). A Richard-Toll, au contraire, situé à une latitude voisine, les moyennes mensuelles sont beaucoup plus élevées (min. 23,2 et max. 30,7°) et les températures diurnes atteignent parfois des maximums proches de la température interne de l'oiseau (moyenne pour mai : 39,1°).

Autre facteurs.

Depuis une décennie environ, l'attention s'est portée sur l'importance des facteurs éthologiques dans le déterminisme de la reproduction des oiseaux tropicaux (Immelmann, 1963 ; Kunkel, 1966). Certains facteurs auraient pour but d'assurer une réponse rapide et synchronisée de la part des couples et des troupes d'oiseaux face à une situation précise.

La longue saison de reproduction de l'Amarante pourrait être le résultat de la compétition entre espèces granivores de la savane qui s'exerce depuis des milliers d'années.

Wynne-Edwards attribue, de son côté, une place importante à la pression sociale exercée par les individus plus âgés sur les plus jeunes. Nous verrons comment pourrait jouer cette pression dans le cas de l'Amarante.

Conclusions : bilan énergétique.

Dans la vie d'un oiseau, deux activités exigent de lui un supplément d'énergie : la mue et la reproduction. Leurs caractéristiques sont toutefois diamétralement opposées. Lors de la reproduction, une grande partie de l'énergie dépensée par les parents sert à nourrir les jeunes. Au contraire, la mue tire les calories nécessaires à son déroulement du métabolisme de l'oiseau qui la subit.

Reproduction.

L'analyse des facteurs expliquant le succès de la reproduction de l'Amarante à Richard-Toll est rendue complexe par la longueur même de cette saison de reproduction et par les variations importantes du milieu extérieur entre son début et sa fin (tabl. 22). Ce succès dépend du rapport entre les

besoins en nourriture des jeunes pour leur croissance et la façon dont les parents parviennent à satisfaire cette demande.

— les besoins en calories des jeunes sont largement tributaires de la température extérieure. C'est évidemment pendant les mois les plus frais (décembre, janvier et février) qu'ils sont les plus élevés,

— la quantité de nourriture donnée par les parents tient aux facilités de sa collecte sur le sol et au nombre d'allées-et-venues entre le lieu de gagnage et le nid.

La collecte des graines, d'autant plus aisée et rapide que les graines sont plus nombreuses sur le sol, se fait dans les meilleures conditions pour l'Amarante au moment de leur pléthore, c'est-à-dire entre octobre et décembre.

La recherche des graines par les parents et leurs allées-et-venues entre le lieu de gagnage et le nid les contraignent à de nombreux déplacements sur le sol et à des vols fréquents vers le nid. L'Amarante ne peut exercer ces activités aux heures de la journée à fort ensoleillement et à température élevée car il souffre de ces conditions climatiques excessives. Or, c'est ce qui a lieu entre avril et juin. La température monte très rapidement tôt le matin pour ne tomber que tard en fin d'après-midi. Il en est de même pour l'ensoleillement. L'Amarante ne peut donc mettre à profit l'allongement du jour qui se produit à cette époque de l'année comme le font les oiseaux de zone tempérée.

Pendant les mois de novembre, décembre et janvier, au contraire, les températures sont devenues plus fraîches et l'ensoleillement a baissé si bien que l'Amarante n'est plus gêné pour se mouvoir. C'est paradoxalement pendant les mois à faible durée d'éclaircissement que cet oiseau dispose du maximum de temps pour nourrir ses jeunes. Toutefois, à cause de l'allongement des nuits, la becquée du soir doit être copieuse puisque l'oiseau peut rester jusqu'à 13 heures sans prendre de nourriture pour lui-même ou sans en donner à sa progéniture.

Connaissant ces différents facteurs, il nous est maintenant facile de comprendre les succès divers des pontes de l'Amarante au long de sa saison de reproduction.

Le succès des pontes d'octobre et de novembre tient à la fois de l'abondance des graines dans le sol et de leur exploitation rendue facile aux parents grâce aux conditions climatiques : températures relativement fraîches et faible ensoleillement. Ces avantages compensent largement les désavantages qui proviennent de l'abaissement de la température et de la longueur des nuits (se traduisant par une consommation accrue, à la fois, des parents et de leurs jeunes). Ce sont des mois privilégiés pour la reproduction.

Pour les pontes du début de la saison de reproduction (de juillet à septembre), il semble bien que le facteur critique soit la nourriture : nous avons déjà dit que le renouvellement du stock graninéen dépend de la date des pluies.

Pour les pontes de la fin de la saison de reproduction, bien que les besoins en calories des jeunes diminuent avec l'augmentation de la température, leur élevage devient de plus en plus difficile. Car la quantité des graines s'amointrit chaque jour en même temps que l'activité de l'oiseau décroît continuellement du fait de l'élévation de la température et de l'ensoleillement.

Mue.

C'est la deuxième activité qui exige de l'oiseau un supplément énergétique. C'est pourquoi Lack (1954) pense qu'une nourriture abondante est nécessaire à ce moment-là et que la mue a lieu quand cette condition est réalisée. Cette hypothèse ne se vérifie pas complètement dans le cas de l'Amarante dont le schéma de mue est très complexe (fig. 8 et 9), comme on le sait. Nous avons déjà distingué deux périodes : l'une (entre février et juillet) « favorable », où la totalité de la population, aussi bien adulte que jeune, est en mue et l'autre (entre août et novembre) où seuls quelques juvéniles sont en mue. Or, il apparaît que les conditions climatologiques à Richard-Toll à la période favorable à la mue pourraient contre balancer les effets nocifs d'une nourriture défectueuse (tabl. 22).

L'examen des températures à Richard-Toll pendant les mois d'avril, mai et juin montre que la moyenne des températures diurnes est très proche de la température interne de l'oiseau. Celui-ci a donc besoin d'un nombre très faible de calories pour maintenir son isothermie. Nous souhaiterions

TABLEAU 22

Comparaison des conditions du milieu extérieur avec les périodes de mue
et de reproduction

Mois	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<u>Durée d'éclairement</u> (au 15 du mois)	<u>11,12</u>	11,36	12,00	12,28	<u>12,52</u>	<u>13,06</u>	13,00	12,38	12,12	11,46	11,20	<u>11,06</u>
<u>Températures moyennes</u> <u>mensuelles</u>												
- minimales	14,7	15,9	17,4	17,5	20,7	22,7	23,8	24,1	24,1	23,7	20,1	15,5
- maximales	31,0	34,7	37,1	<u>38,2</u>	<u>39,1</u>	<u>38,7</u>	35,2	34,4	34,8	36,0	34,4	30,4
- moyennes	23,4	24,8	27,0	28,1	29,7	30,7	29,4	29,0	29,5	28,7	27,4	23,7
<u>Nourriture abondante</u>	X									X	X	X
<u>Période favorable à la :</u>												
- mue				X	X	X						
- reproduction									X	X		X
<u>Période défavorable à la :</u>												
- mue	X											X
- reproduction (arrêt)					X	X	X					
<u>Saison des pluies</u>							X	X	X			

que des études en laboratoire permettent de mieux préciser ce point. La nuit, les températures, quoique plus basses, sont encore comprises entre 17,5 °C et 22,7° C.

Les fortes températures de ces journées, comme nous l'avons expliqué, limitent considérablement l'activité de l'oiseau (et par contre-coup son métabolisme). L'Amarante passe le reste du temps, immobile, caché sous le couvert des buissons, ce qui le protège en même temps des rayons ardents du soleil, alors à son zénith. Ses besoins en calories pour se maintenir en vie sont donc à cette période de l'année minimums. Il lui est donc relativement facile de trouver les calories nécessaires au déroulement de sa mue, d'autant plus que celle-ci s'étend sur un laps de temps beaucoup plus long que celui connu pour d'autres petits Passerceaux (tabl. 9).

En automne, la mue de l'Amarante se déroule dans les conditions définies par Lack, c'est-à-dire au moment du maximum de nourriture disponible. Il est à remarquer que, par suite de l'abaissement de la température, une partie des calories ingérées est nécessairement utilisée par l'oiseau au maintien de sa température.

En conclusion, à Richard-Toll, il semble bien que ce soit l'ensemble des facteurs : nourriture, durée et intensité de l'ensoleillement, durée de la longueur du jour, qui ont déterminé les périodes privilégiées de la mue et de la reproduction de l'Amarante.

Immelmann (1963) et Wolf (1969) avaient également conclu de leurs études menées par l'un en Australie et par l'autre en Amérique que la régulation des saisons de reproduction ne tient pas à un facteur unique, mais à l'action conjuguée de plusieurs.

4) Concurrence avec les autres oiseaux granivores de la Savane

De la naissance à la mort, *Lagonosticta senegala* est un oiseau granivore et, plus précisément, graminivore : sa principale source de nourriture est constituée par les graines de Graminées sauvages.

Celles-ci lui sont tellement indispensables qu'il lui est actuellement impossible de vivre dans les centres des grandes villes, telles que Dakar.

Sous les conditions climatiques du Richard-Toll, les Graminées sauvages viennent à épaissir une seule fois dans l'année (de septembre à novembre) à la fin de la saison des pluies. On admet généralement que les oiseaux se reproduisent au moment du maximum de nourriture disponible ; ainsi, sous les Tropiques, les oiseaux granivores se reproduiraient après la fin de la saison des pluies. Dans les savanes du Nord du Sénégal, il ne semble pas que cette loi s'applique exactement. Les familles granivores savaniques sont représentées principalement par les Ploccidés, les Colombidés, les Pteroclididés, les Estrilidés (auxquels il faudrait adjoindre les Viduinés qui leur sont d'ailleurs inféodés). L'examen de leurs dates de reproduction (Morel et Morel, 1962) laisse alors apparaître deux types distincts : le premier se caractérise par une saison de reproduction limitée à la saison des pluies ; ce sont les Ploccidés *sensu stricto*. Le deuxième type est, au contraire, déjui par une saison de reproduction, toujours longue, mais de durée toute-fois variable : les Colombidés nichent toute l'année, les Estrilidés évitent les deux mois qui précèdent la saison des pluies ; les Pteroclididés nidifient dans la deuxième partie de la saison sèche par conséquent après la période privilégiée du maximum de nourriture disponible.

L'examen de ces données nous conduit à la conclusion qu'il n'existerait aucune saison préférentielle pour la reproduction des granivores : celle-ci est possible toute l'année ! Il ne semble donc pas que la pénurie alimentaire qui doit se produire en fin de saison sèche par raréfaction des graines et au début de la saison des pluies de leur germination soit aussi dramatique pour les oiseaux que Ward (1965) l'a écrit. *Lagonostica senegalensis* commence précisément à nicher au moment où le déficit en grains devient important : fin juillet.

Néanmoins, cette période critique existe : la réserve de graines diminue constamment. C'est pourtant l'époque de la reproduction des Ploccidés. La masse des consommateurs augmente alors d'une façon considérable, par millions d'individus. La subsistance des parents et l'élevage des jeunes au nid sont rendus possible par un changement de régime alimentaire qui devient mixte (*Quelea*) ou même totalement insectivore (jeunes de *Passer leuteus*). Au moment de l'indépendance de ces jeunes, la population a atteint son maximum d'effectifs. Les énormes besoins alimentaires, qui ont été satisfaits au nid grâce à l'irruption massive mais temporaire des insectes, peuvent être de nouveau couverts par les seules graines, car celles-ci sont redevenues abondantes ; elles ont mûri pendant la période de nidification. L'adaptation du régime alimentaire des Ploccidés aux ressources du moment leur permet donc de profiter des deux maximums trophiques de l'année : les insectes d'abord, puis les graines. C'est sans doute une raison supplémentaire à celles déjà invoquées par G. Morel (1968) pour expliquer le « succès » de *Quelea*.

La période de l'année où il y a pléthore de graines (« automne », octobre-novembre,) correspond aussi à une population maximum d'oiseaux granivores : des espèces indigènes se sont reproduites, les Ploccidés en savane, la plupart des Anatidés en milieu aquatique ; en outre, les espèces migratrices paléarctiques sont arrivées du nord et, sans toujours occuper exactement les mêmes milieux, n'en créent pas moins, par le jeu même de leur présence, une pression importante. Cette multitude crée un gêne entre les individus pour l'exploitation des ressources naturelles.

Dans cette compétition, les Granivores sédentaires du deuxième type — Estrilidés, Pteroclididés, Colombidés — paraissent moins bien armés. Pour ce qui est des Estrilidés, une taille moindre, une moins bonne capacité voilière, un régime strictement granivore constituent de sérieux handicaps. Dans cette famille, les espèces sont nombreuses : chacune d'elles paraît exactement adaptée à des conditions écologiques très nettement définies, bien que souvent l'habitat de plusieurs espèces chevauche partiellement. *Lagonostica* habite, par exemple, des régions plus proches des points d'eau qu'*Uraeginthus bengalus*. Dans cette savane immense, *Lagonostica* n'occupe qu'une faible surface où, de plus, il demeure toute sa vie, étant parfaitement sédentaire. La quantité de nourriture dont il disposera pour se nourrir, lui et ses descendants, toute une année, est déjà définie, limitée. Une saison de reproduction étagée sur dix mois (entre le mois de juillet d'une année et le mois de mai de l'année suivante) paraît répondre à une exploitation rationnelle de ses ressources et éviter une compétition trop sévère avec les autres oiseaux granivores.

Chaque mois, donc, pendant la durée de la saison de reproduction, des jeunes *Lagonosticta* prennent leur envol. Nous savons que, quelle que soit leur date de naissance, tous ces oisillons atteignent la maturité sexuelle au 1^{er} août suivant. (Nous faisons exception de ceux qui se reproduisent au cours de la saison de reproduction pendant laquelle ils sont nés). Il en résulte que l'âge moyen des adultes de première année est très inférieur à celui d'espèces à courte saison de reproduction, puisque certains *Lagonosticta* nés en mars-avril ou mai sont seulement âgés de 5, 4 ou 3 mois au moment où ils vont nidifier pour la première fois; il en résulte que la quantité moyenne de nourriture consommée par un oisillon pour devenir adulte est très inférieure à celle dont il aurait eu besoin si tous les oisillons étaient de même âge. Toutefois, nous nous sommes déjà demandée si cette grande précocité n'expliquerait pas un certain nombre d'échecs au cours de la nidification. Cette succession de cohortes dans le temps évite une « surpopulation » périodique qui, dans les conditions où vit *Lagonosticta*, conduirait fatalement à la mort de nombreux individus. Chaque mois, en effet, une partie des jeunes vient prendre la place de ceux de la (ou des) cohorte(s) précédemment qui sont morts au cours de ce mois. La population augmente donc, mais lentement, puisque son maximum numérique n'est atteint qu'en février, alors que la saison de reproduction a commencé en juillet de l'année précédente, c'est-à-dire six mois avant. Pour *Quelea*, par exemple, ce maximum se place dès la sortie du nid, c'est-à-dire un mois environ après le début de la nidification. En outre, ce maximum correspond à un nombre d'individus beaucoup plus élevé, puisque la mortalité n'a pas encore sévi dans les rangs de ces jeunes.

Si maintenant, nous considérons de nouveau l'ensemble des granivores de la savane, nous constatons que le maximum de population a lieu pour les Ploceïdés à la fin de la saison des pluies (octobre); pour les Estrildidés, en février et pour les Pteroclididés en mai, tandis que les effectifs restent vraisemblablement constants toute l'année pour les Colombidés. De cette façon, une concurrence alimentaire trop vive entre espèces de même régime est évitée. En effet, en octobre, moment d'une grande abondance de graines, les Ploceïdés (par millions d'individus) sont en concurrence avec les migrants, tandis que les Estrildidés n'ont pas encore eu le temps d'augmenter beaucoup leur population et que celle des Pteroclididés continue de diminuer. En février, les effectifs des populations de migrants, de Ploceïdés et de Pteroclididés ont beaucoup baissé sous l'effet de la mortalité. Les Estrildidés sont alors au maximum de leur population. Enfin, en juin-juillet, époque où les graines commencent à devenir rares, où les migrants sont partis et où les populations d'Estrildidés et de Ploceïdés ne sont pas loin de leur minimum, les Pteroclididés sont alors les plus nombreux. Ce schéma ne tient pas encore compte des différences existant dans les tailles des populations de ces différentes familles.

Il faut aussi remarquer que l'équilibre entre ces espèces n'a pas été obtenu par l'établissement de territoires alimentaires. Pour tous ces granivores, le territoire est en effet limité au nid et à ses abords, au moment de la reproduction. Comme Crook (1965) l'a fait observer, les espèces granivores des savanes recherchent toujours leur nourriture en groupe dont l'importance varie avec chaque espèce.

Enfin, pour les tenants de l'hypothèse de Wynne-Edwards, le mode de reproduction de l'Amarante permettrait un ajustement continu des effectifs de sa population aux conditions changeantes du milieu et lui donnerait un excellent atout dans la compétition pour la vie: il faut, en effet, remarquer qu'à cause de sa sédentarité, cette population ne peut pas se régulariser, ni par appel d'éléments extérieurs (immigration) en cas de pléthore de nourriture, ni par reflux de ceux-ci (émigration) en cas de disette. Dans de telles conditions, la natalité devient un facteur prépondérant de cet équilibre d'autant mieux réalisé si le taux de cette natalité peut épouser les variations du milieu ambiant.

CHAPITRE III

PARASITISME DE *LAGONOSTICTA SENEGALA*
PAR *HYPOCHERA CHALYBEATA*

Bien que soupçonné depuis longtemps (Friedmann, 1950; Chapin, 1954), le parasitisme du *Lagonosticta senegala* par *Hypochera chalybeata* fut définitivement prouvé à Richard-Toll, en 1955, par G. Morel et M. Y. Morel.

La caractéristique de ce parasitisme est l'absence de destruction des œufs ou des poussins de l'hôte : ceux du parasite viennent en surnombre. Dans ces conditions, il est intéressant de connaître comment le parasite est supporté par son hôte. Cela supposait pendant plusieurs saisons de reproduction le recensement de nids de l'hôte, le comptage des œufs, des poussins à l'éclosion et des jeunes à l'envol et l'observation du comportement des parents et des jeunes. L'analyse des résultats apporte une solution à quelques-uns des problèmes soulevés par Friedmann au sujet du parasitisme des Coucous (1963) : intensité du parasitisme pour une population donnée ; modifications survenant par suite de la présence d'œufs surnuméraires dans la couvaison et le comportement incubateur des parents ; actions réciproques des jeunes de l'hôte et du parasite et relations entre les parents nourriciers et les jeunes du parasite ; réactions mutuelles des parents de l'hôte avec la femelle du parasite.

Pour ce travail, Richard-Toll présente plusieurs avantages :

1° existence d'une seule race de Veuve, *Hypochera c. chalybeata* dont la principale espèce-hôte, sinon l'unique, est commune : *Lagonosticta senegala*.

2° facilité de trouver les nids de l'hôte : pendant les deux saisons 1963/64 et 1964/65, 374 couvées ont été trouvées et pour la période comprise entre 1959 et 1965, 316 nichées prêtes à l'envol.

3° importance numérique de ces deux populations aviennes : en huit ans, 7 759 *Lagonosticta senegala* et 821 *Hypochera chalybeata* ont été bagués. Ces chiffres ne permettent pas d'établir un rapport numérique exact entre les deux espèces, car les difficultés de capture sont plus grandes pour l'espèce parasite : elle vole à une plus grande hauteur et se prend donc moins aisément dans les filets ; elle occupe aussi un plus large biotope, ce qui diminue ses chances de capture *.

A. — IMPORTANCE DU PARASITISME DANS LA POPULATION DE
LAGONOSTICTA SENEGALA A RICHARD-TOLL

L'abondance de ces deux populations aviennes laisse penser qu'une fraction non négligeable de couvées doit être parasitée. L'estimation de celle-ci peut être faite avec l'indice de pression du parasitisme des McGeens (1960).

* Pour une meilleure compréhension du texte et afin d'alléger sa rédaction, nous utiliserons les mots *ponte*, *couvée* et *nichée* dans les sens suivants : *ponte* : quantité d'œufs pondus ; *couvée* : ensemble des œufs qu'un oiseau couve en même temps et *nichée* : tous les oiseaux d'une même couvée encore au nid. De même, *poussin* : jeune oiseau venant d'éclore.

1) A la ponte

Cet indice comporte :

1^o pourcentage de couvées parasitées pour l'ensemble des couvées recensées.

2^o pourcentage de couvées parasitées contenant plus d'un œuf du parasite pour l'ensemble des couvées parasitées.

Pour les McGeens, la pression exercée par le parasite sur son hôte est d'autant plus importante que le pourcentage de couvées à pontes multiples du parasite est plus élevé. La valeur biologique à accorder à cet indice dans le cas du parasitisme de l'Amarante par la Veuve Combassou sera discutée ultérieurement.

Pourcentage de couvées parasitées dans les couvées recensées

Pourcentage annuel : les comptages effectués pendant les saisons de reproduction 1963/64 et 1964/65 des couvées montrent que 133 d'entre elles sont parasitées sur un total de 374, soit un pourcentage annuel de 35 %.

Pourcentage mensuel : au cours de l'année, le pourcentage de couvées parasitées n'est pas constant. Leurs variations sont consignées dans le tableau 23. L'activité reproductrice d'*Hypochoera chalybeata* commence à se manifester en août, atteint son maximum en novembre, époque à laquelle la moitié des couvées est parasitée, puis diminue régulièrement pour devenir nulle en mai. La période de reproduction du parasite est donc légèrement plus courte que celle de son hôte.

Pourcentage de couvées parasitées contenant plus d'un œuf du parasite dans l'ensemble des couvées parasitées

Pourcentage annuel : les couvées parasitées comptant un œuf du parasite constituent un peu plus de la moitié de l'ensemble des couvées parasitées (54 %). Un quart d'entre elles (27 %) contient deux œufs du parasite.

TABLEAU 23

DISTRIBUTION DES OEUFS D'*HYPOCHERA CHALYBEATA* DANS LES COUVEES DE *LAGONOSTICTA SENEGALA*a) Distribution annuelle des oeufs du parasite dans les couvées de son hôte

Nombre d'oeufs H. c. par ponte de L. s.	1	2	3	4	> 4	Totaux
- Nombre de couvées	73	36	12	10	2	133
- Distribution des couvées	54,9	27,1	9,0	7,5	1,5	100,0

b) Nombre et pourcentage mensuels des couvées parasitées pour les saisons de reproduction 1963/64 et 1964/65

Mois de la ponte	Juil.	Août	Sept.	Octob. Novem.	Décem. Janv.	Févr. Mars Avril	Mai	Totaux
------------------	-------	------	-------	------------------	-----------------	------------------------	-----	--------

a) Résultats bruts

- Nombre de couvées -recensées	3	12	67	87	91	111	3	374
- parasitées	-	1	25	40	37	30	-	133
- plus d'un oeuf du parasite	-	-	11	22	12	15	-	60
- Nombre d'oeufs du parasite	-	1	42	84	53	52	-	232

b) Pourcentages

- Couvées parasitées/couvées recensées	-	8	37	45	40	27	-	35
- Couvées parasitées contenant plus d'un oeuf du parasite/couvées parasitées	-	-	44	55	32	50	-	45
- Nombre moyen d'oeufs du parasite par couvée parasitée	0,0	1,0	1,6	2,2	1,4	1,7	0,0	1,7

Pourcentage mensuel. Là encore, des variations mensuelles sont mises en évidence. L'examen du tableau 23 montre que la pression exercée par le parasite est maximum en octobre et en novembre. Pour cette période de l'année, en effet, les pourcentages calculés font apparaître un maximum à la fois pour la quantité de couvées parasitées et le nombre de couvées parasitées contenant plus d'un œuf du parasite. La moyenne d'œufs du parasite par couvée parasitée y est, de ce fait, la plus élevée. *La pointe de la reproduction d'Hypochera se place donc au moment de la pléthore de nourriture* (graines) qui se produit, on s'en souvient, peu après la fin de la saison des pluies.

2) A l'éclosion et à l'envol

Le tableau 24 donne les principaux résultats : il y apparaît que le nombre de couvées qui parviennent à l'éclosion ainsi que le nombre de poussins sont plus élevés quand les couvées sont parasitées. Il en résulte une plus grande production d'oiseaux. Cet excédent ainsi obtenu compense exactement les pertes subies pendant l'élevage du fait du parasitisme : un même nombre moyen d'oisillons s'envole des couvées pures et des couvées parasitées : un jeune *Amarante* dans les deux cas. LE PARASITE NE CAUSE DONC PAS DE PRÉJUDICE A SON HÔTE. Ce résultat est extrêmement important car c'est la première fois qu'est chiffrée l'action d'un oiseau parasite sur sa population hôte considérée dans son ensemble. Il vient à l'encontre de l'opinion généralement admise que les poussins du parasite sont élevés au détriment des poussins de l'espèce-hôte (Hamilton et Orians, 1965), bien qu'elle commence à être discutée. Neal Griffith-Smith (1968) présente le résultat de ses observations sur le parasite *Scaphidura oryzivora* (Ictéridé) dans un article au titre suggestif « l'avantage d'être parasité ». Pour l'*Amarante*, il n'y a ni avantage, ni désavantage à être parasité, car comme le pense Wynne-Edwards (1962, p. 389), dans le cas très spécial de l'association hôte-parasite, il s'est produit à travers le temps des adaptations de la part de l'hôte et du parasite telles qu'un équilibre satisfaisant s'établit entre les deux parties, faute de quoi, cela est bien évident, cette association serait tôt ou tard réduite à néant.

TABLEAU 24

SUCCÈS COMPARE DES COUVEES PURES ET DES COUVEES
PARASITEES A L'ECLOSION ET A L'ENVOI PENDANT LES
SAISONS DE REPRODUCTION 1963/64 et 1964/65

a) NOMBRES BRUTS	COUVEES PURES	COUVEES PARASITEES
- de couvée (stade oeufs)	241	133
- de couvées écloses	110	75
- de nichées à l'envol	85	57
- d'œufs pondus par $\frac{100}{\text{g}}$	854	464
- d'œufs de $\frac{100}{\text{g}}$, éclos	363	242
- de jeunes $\frac{100}{\text{g}}$, à l'envol	243	137

b) POURCENTAGE		
- couvées écloses/couvées stade oeufs	45,7	56,3
- nichées à l'envol/couvées écloses	77,2	76,0 ^(x)
- œufs éclos/œufs pondus de $\frac{100}{\text{g}}$	42,5	52,1
- jeunes à l'envol/œufs pondus de $\frac{100}{\text{g}}$	28,4	29,7
- nombre moyen de jeunes $\frac{100}{\text{g}}$, par couvée (stade oeufs)	1,0 ± 0,0	1,0 ± 0,0

(x) ce succès à l'envol englobe toutes les nichées issues de couvées parasitées (c'est à dire qu'elles soient ou non parasitées à l'éclosion et à l'envol).

LE SORT DES COUVÉES PARASITÉES est mis en évidence dans le diagramme annexe (tabl. 25).

À L'ÉCLOSION, les couvées parasitées donnent trois combinaisons possibles : des nichées constituées uniquement de poussins d'Amarante et des nichées comptant des poussins des deux espèces (nichées mixtes). Une troisième combinaison qui ne fut observée qu'une seule fois au cours de nos recensements, est la naissance de poussins de Combassou exclusivement. L'élevage fut normalement assuré par les parents-hôtes.

Les nichées pures (constituées uniquement de poussins d'Amarante) représentent environ le quart des couvées parasitées et un peu moins de la moitié des nichées à l'éclosion (33 nichées sur 75). Elles furent parasitées pendant l'incubation, mais ne le sont pas à l'éclosion. Pour elles, tout se passe exactement comme si elles n'avaient jamais été parasitées : même nombre moyen de naissance et d'envol par nid ; même pourcentage d'abandon de nids pendant l'élevage.

Les nichées mixtes représentent un peu moins du tiers des couvées parasitées et un peu plus de la moitié des nichées à l'éclosion. La nichée totale moyenne compte, outre toujours le même nombre moyen de poussins d'Amarante, 1,7 poussin du parasite.

À L'ENVOI, ces nichées donnent les combinaisons suivantes :

— la plus fréquente (59,5 %) est la nichée mixte où les deux espèces vivent ensemble : le nombre moyen de jeunes Amarantes (2,7) n'est pas modifié par la présence du parasite,

— dans les deux autres cas (21,4 %), la nichée est pure, comptant une SEULE espèce, soit l'espèce parasite, soit l'espèce hôte, par mort pendant l'élevage des poussins de l'autre espèce,

— il y a enfin 19,1 % de nichées abandonnées pendant l'élevage : c'est le même taux que celui calculé pour les nichées non parasitées.

Les nichées réussies à l'envol se partagent donc en nichées mixtes (73,5 %), nichées pures de Combassou (17,6 %) et nichées pures d'Amarante (8,9 %).

Les conclusions suivantes qui seront discutées dans les prochains paragraphes se dégagent de ces résultats :

— la présence d'œufs surnuméraires (ceux du parasite dans une couvée) semble stimuler le comportement incubateur des parents sans modifier le pourcentage d'éclosion des œufs de l'hôte dans chacune de ces couvées : le nombre de poussins de cette espèce se trouve de ce fait augmenté, ce qui lui permet de ne pas être victime de son parasite,

— l'existence d'un nombre plus grand de poussins à nourrir dans les nichées parasitées à l'éclosion ne provoque pas leur abandon, mais oblige les parents à un effort supplémentaire. Dans 75 % des nichées réussies à l'envol, le nombre de jeunes élevés par un parent est supérieur à celui qu'il a coutume de nourrir : il serait soumis aux *super-stimulus* donnés par les nichées plus nombreuses qu'à l'ordinaire,

— la diminution du nombre moyen de jeunes Amarantes par nichée parasitée (ensemble des nichées parasitées) à l'envol tient à l'échec total de l'élevage des poussins de cette espèce dans quelques cas, et non pas à une diminution du nombre moyen des jeunes Amarantes dans les nichées mixtes,

— l'association Amarante-Combassou, telle qu'elle est réalisée actuellement, demeure toujours en équilibre instable : c'est pourquoi lorsque nous serons amenée à considérer les relations qui sont établies entre ces deux espèces, il nous arrivera de noter, le cas échéant, celles qui paraissent favorables ou défavorables à l'une ou l'autre.

B. CONDITIONS DU PARASITISME

Pour qu'une espèce puisse en parasiter une autre, il faut qu'elle remplisse certaines conditions. Friedmann (1929) en a défini quatre : même type de poussins, comportement de nourrissage et régime alimentaire similaires, taille légèrement supérieure des œufs.

De ces quatre conditions réunies par *Hypochoera chalybeata*, et d'ailleurs par tous les Viduïnés qui parasitent les Estrildidés, l'une d'elles est tout à fait remarquable : l'adaptation au comportement

nourricier si particulier de la famille hôte en même temps qu'une étonnante convergence des dessins buccaux des poussins.

L'origine de ces deux groupes aviens est encore inconnue, malgré les nombreuses hypothèses qu'elle a suscitées (Delacour, 1943; Friedmann, 1950; Nicolai, 1964; Hamilton et Orians, 1965). Pour les deux premiers, il y aurait un ancêtre commun; pour les autres, ce serait un cas de mimétisme. Un fait important mérite d'être rappelé ici: alors que les Estrildidés sont communs en Afrique et en Australie et sont représentés en Extrême-Orient, les Viduinés sont seulement connus d'Afrique; par conséquent, ce parasitisme intéresse uniquement les Estrildidés d'Afrique. Cette différence biologique essentielle devrait permettre d'utiles comparaisons entre les espèces africaines et australiennes qui, par ailleurs, présentent beaucoup de traits communs (Immelmann, 1968).

Viduinés et Estrildidés étant tous deux des Passériformes, leurs poussins sont de type nidicole; leur régime alimentaire, confirmé par des analyses de jabots, est le même: strictement granivore dès la naissance.

Les œufs de ces deux espèces présentent de telles ressemblances qu'on ne s'étonne pas des difficultés éprouvées par les ornithologues à les reconnaître. Seuls, l'examen de nombreuses pontes, leur mensuration et leur marquage nous ont appris à les distinguer: ce sont de petits œufs d'un poids voisin d'un gramme et de couleur blanchâtre. Leur forme est légèrement plus globuleuse chez le parasite. Les mensurations faites sur 235 œufs de *Lagonosticta senegala* et 126 d'*Hypochera chalybeata* appartenant aux mêmes couvées (tabl. 26 et fig. 12) donnent les dimensions moyennes suivantes (en mm). Œufs de *Lagonosticta senegala*: $13,6 \pm 0,58 \times 10,8 \pm 0,41$; œufs d'*Hypochera chalybeata*: $15,1 \pm 0,62 \times 11,8 \pm 0,38$.

DIMENSIONS COMPAREES DES ŒUFS DE L. s. et H. c.

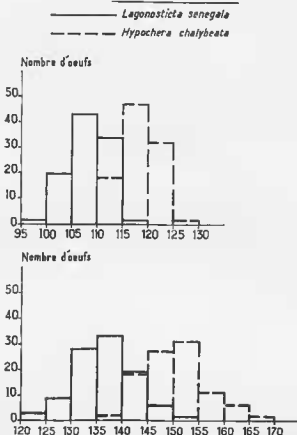


Fig. 12

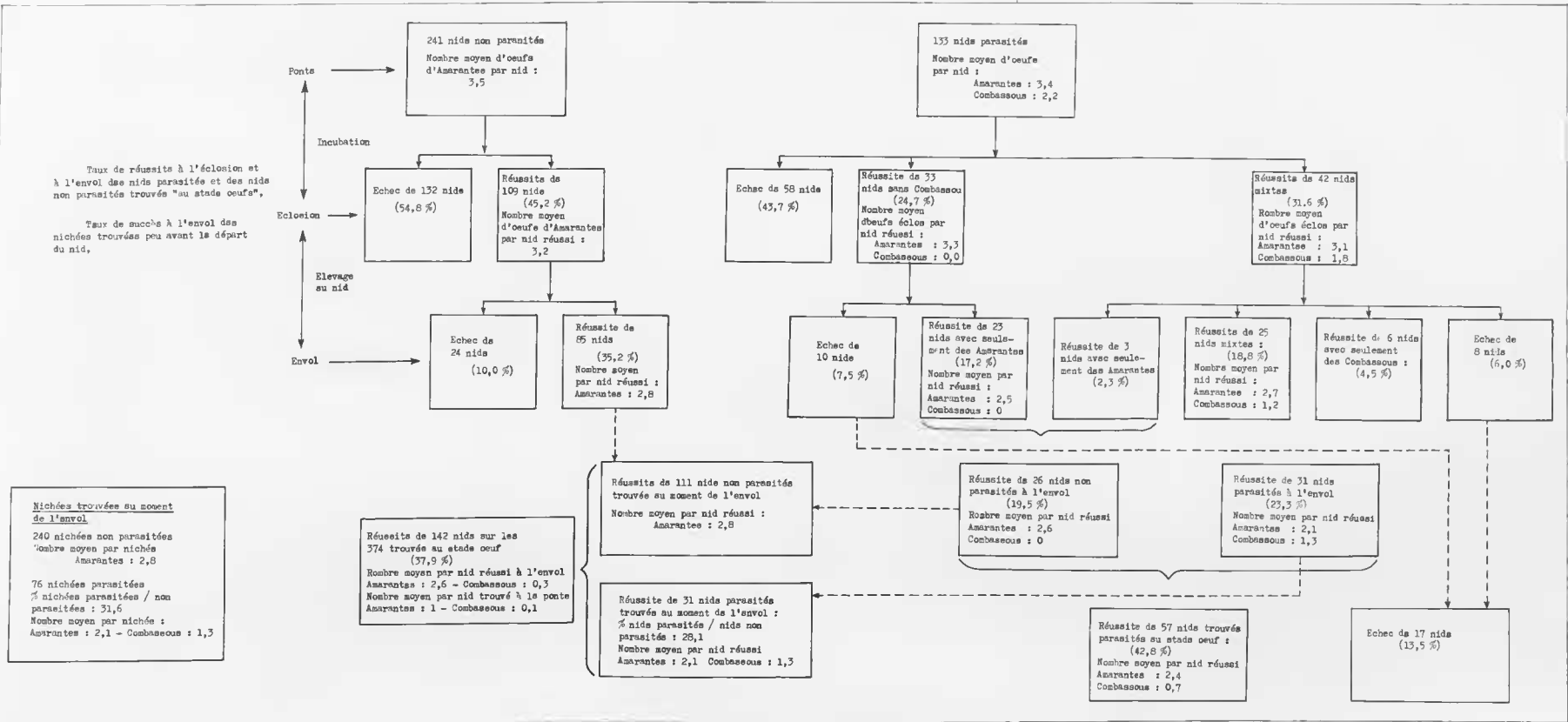


TABLEAU 25



TABLEAU 26

DIMENSIONS COMPAREES DES OEUFS DE *LAGONOSTICTA SENEGALA*
 ET D'*HYPOCHERA CHALYBEATA* PRELEVES DANS LES MEMES NIDS
 PENDANT LES SAISONS DE REPRODUCTION 1963/64 et 1964/65

I. Longueur comparée des oeufs des deux espèces

Longueur en mm. (classes)	Oeufs de <i>Lagonosticta senegala</i>		Oeufs d' <i>Hypochera chalybeata</i>	
	Nombre	Pourcentage	Nombre	Pourcentage
12,1 - 12,5	6	2,6	-	-
12,6 - 13,0	22	9,4	-	-
13,1 - 13,5	68	29,0	-	-
13,6 - 14,0	78	33,1	2	4,5
14,1 - 14,5	45	19,1	23	18,2
14,6 - 15,0	15	6,4	35	27,8
15,1 - 15,5	1	0,4	40	31,8
15,6 - 16,0	-	-	15	12,0
16,1 - 16,5	-	-	9	7,1
16,6 - 17,0	-	-	2	1,6
TOTAUX	235	100,0	126	100,0
Moy. arithmétique		13,6		15,1
Ecart-type		0,58		0,62
Coefficient de variation				4,12
Erreur standard			0,67	
Différence significative (P = 0,05)			1,5 > 1,3	

II. Diamètre comparé des oeufs des deux espèces

Diamètre en mm. (Classes)	Oeufs de <i>Lagonosticta senegala</i>		Oeufs d' <i>Hypochera chalybeata</i>	
	Nombre	Pourcentage	Nombre	Pourcentage
9,6 - 10,0	1	0,4	-	-
10,1 - 10,5	46	19,6	-	-
10,6 - 11,0	102	43,4	-	-
11,1 - 11,5	78	33,2	22	17,4
11,6 - 12,0	8	3,4	60	47,6
12,1 - 12,5	-	-	41	32,6
12,6 - 13,0	-	-	3	2,4
TOTAUX	235	100,0	126	100,0
Moy. arithmétique		10,8		11,8
Ecart-type		0,41		0,38
Coef. de variation		3,82		3,26
Erreur standard			0,43	
Diff. significative (P = 0,05)			1,0 > 0,86	

L'étonnante ressemblance entre les poussins des deux espèces a été une fois encore vérifiée à Richard-Toll : en liberté, les jeunes des deux espèces se comportent comme ceux d'une même espèce. Après le départ du nid et jusqu'à leur indépendance, ils partagent la même vie, mangent côte à côte ou reçoivent la becquée sans se manifester d'agressivité, dorment le soir les uns contre les autres et se font mutuellement leur toilette. Les familles mixtes réagissent exactement comme les familles pures. Des observations, rapportées ailleurs, nous ont montré que le Combassou répond de la même façon que le jeune de son hôte à l'appel lancé par les parents nourriciers. Il s'est donc établi entre eux les mêmes réflexes visuels et acoustiques qu'avec les poussins de l'espèce hôte.

Cette ressemblance de comportement entre les poussins des deux espèces ne doit pas faire oublier qu'à la naissance, *le parasite pèse un tiers de plus que son hôte et que sa croissance est plus rapide*. Le poussin est donc plus vigoureux, plus apte à se défendre. *Ses stimulus visuel et acoustique seraient peut-être aussi plus efficaces à déclencher chez les parents hôtes la réaction appropriée*. L'ensemble de ces caractères traduit un long phénomène adaptatif toujours en cours. L'acceptation d'une espèce par une autre suppose une MODIFICATION DES SIGNAUX DE COMMUNICATION POUR L'ESPÈCE PARASITE (Payne, 1967).

L'aspect des oiseaux est d'une importance capitale comme moyen de communication à l'intérieur d'une espèce et entre les espèces (Marler, 1957) et, comme tel, est soumis à de fortes pressions sélectives. Payne (1967) rappelle que ces pressions jouent d'une façon complexe sur le plumage : le choix des partenaires et l'identification des espèces pousseraient celles-ci à perpétuer les plumages les plus distinctifs et souvent brillants tandis que l'hostilité entre les couples et la prédation auraient une action contraire. *Le parasitisme aurait entraîné, de son côté, une modification de l'aspect extérieur telle que les espèces parasites ne puissent être reconnues de leur hôte à aucun de leur stade : jeune, adulte ou œuf*.

Envisagée sous cet angle, la comparaison des plumages de l'Amarante et du Combassou est fort instructive :

Plumage de l'Amarante : chez l'Amarante, il existe un dimorphisme sexuel, mais pas de dimorphisme saisonnier : le mâle adulte porte continuellement un plumage rouge qui le fait voir de loin ; quant aux femelles et aux jeunes, leur plumage, quoique terne, se signale par une grosse tache rouge à la hauteur du croupion. Ainsi, à tout moment, une population d'Amarantes se distingue des autres populations aviennes en même temps qu'elle est capable de s'identifier.

Plumage du Combassou : l'alternance saisonnière du plumage des Viduinés les oppose aux Estrilidés et les rapproche des Euplectinés et des Plocéinés. À l'exception du mâle qui porte une tenue éclatante au moment de sa reproduction, tous les Combassous ont un plumage terne, manquant de marque colorée (on sait le rôle de stimulus déclencheur de l'agressivité attribué à ces taches). Or, Wynne-Edwards (1962) a noté qu'au moment où les Euplectinés et les Plocéinés se groupent en bandes mixtes pour parcourir la savane, ils ont tous des plumages très peu différents, ternes et dépourvus de marque colorée et il en conclut que la neutralité de ce plumage favoriserait la vie de l'ensemble de cette population qui se comporterait exactement comme si elle était formée d'une seule espèce.

Dans ces conditions, la neutralité du plumage du Combassou pourrait jouer un double rôle : 1) vis-à-vis des autres oiseaux granivores (Plocéidés) avec lesquels il partage le même biotope, le Combassou serait accepté d'eux sans aucune manifestation d'hostilité ; 2) vis-à-vis de son hôte qui serait incapable de le reconnaître des autres Plocéidés granivores en tenue d'éclipse ; le seul « signal » qui lui indiquerait l'existence de son parasite et l'importance de sa population lui serait fourni par le mâle lorsque celui-ci est en plumage nuptial.

S'il est vrai, comme le pense Nicolai (1964), après ses observations en volière du comportement des adultes des Viduinés, que ceux-ci ont un ancêtre commun avec les Euplectinés, il faudrait reconnaître que le caractère de leur plumage aurait constitué une préadaptation au parasitisme ; toutefois, comme le souligne Payne (1967) une pression sélective ne cesse de jouer depuis le moment où le parasitisme s'installe dans un groupe. Le caractère primitif devient nécessairement adapté en même temps qu'il y a évolution vers le mimétisme des œufs et des poussins (chez les Euplectinés, les œufs sont colorés et le plumage des poussins, rayé).

C. — RÉSULTATS DU PARASITISME

Les résultats des recensements effectués sur les couvées pures et les couvées parasitées de *Lagonosticta senegalensis* à la période de l'éclosion et de l'envol sont présentés dans les tableaux 27 et 28.

TABLEAU 27

SUCCES DES PONTES NON PARASITEES DE LAGONOSTICTA SENEGALA

(Saisons de reproduction 1963/64 et 1964/65)

I - SUCCES DES NIDS D'APRES LA TAILLE DE LA PONTE DE L₁.

Taille de la ponte de L ₁	1	2	3	4	5	> 5	Totaux
a) Résultats bruts							
- Nombre de pontes	7	29	69	111	20	5	241
- Nomb. de nichées réussies							
- à l'éclosion	-	7	27	60	13	3	110
- à l'envol	-	5	18	48	3		85
b) Pourcentages							
- Nichées réussies / total des pontes							
- à l'éclosion	-	24	39	54	60	60	46
- à l'envol	-	17	26	43	55	60	35
- Nichées réussies à l'envol/nichées réussies à l'éclosion	-	71	66	80	84	100	77
- Nichées totalement réussies/nichées réussies							
- à l'éclosion	-	86	70	58	61	33	63
- à l'envol	-	80	39	43	9	-	39

II - SUCCES DES PONTES D'APRES LEUR TAILLE

a) Résultats bruts							
- Nombre - d'oeufs pondus	7	58	207	444	100	38	854
- d'oeufs éclos	-	13	71	207	57	15	363
- de jeunes à l'envol	-	9	39	150	37	8	243
b) Pourcentages							
- Oeufs éclos/oeufs pondus	-	22	34	47	57	39	43
- Jeunes à l'envol/oeufs éclos	-	69	55	72	65	53	67
- Jeunes à l'envol/oeufs pondus	-	15	19	34	37	21	28
c) Nombres moyens							
- Oeufs éclos par nid réussi							
- à la ponte	0,0	0,4	1,0	1,8	2,8	3,0	1,5
- à l'éclosion	0,0	1,8	2,6	3,4	4,3	5,0	3,3
- Jeunes à l'envol par nid réussi							
- à la ponte	0,0	0,3	0,5	1,3	1,8	1,6	1,0
- à l'éclosion	0,0	1,2	1,4	2,5	2,8	2,6	2,2
- à l'envol	0,0	1,8	2,1	3,1	3,3	2,6	2,8
- Nids totalement réussis	: les nids où la totalité des oeufs pondus ont éclos ou donné des jeunes à l'envol.						
- Succès/nids à la ponte	: le pourcentage de nids réussis à l'éclosion ou à l'envol est calculé par rapport au nombre de nids recensés au moment de la ponte.						
- Succès/nids à l'éclosion	: ce même pourcentage est calculé par rapport au nombre de nids réussis à l'éclosion.						

SUCCEES DES PONTES PARASITES DE LAGONOSTICTA SENEGALA

(Saisons de reproduction 1963/64 et 1964/65)

I - SUCCEES DES NIDS PARASITES D'APRES LA TAILLE DE LA PONTE DE LAGONOSTICTA SENEGALA

Taille de la ponte de <u>L.s.</u>	1	2	3	4	5	> 5	Totaux
a). Résultats bruts							
- Nombre							
- de pontes	5	15	45	54	10	4	133
- de nichées réussies							
- à l'éclosion	1	4	24	35	9	2	75
- à l'envol	-	3	17	26	9	2	57
b). Pourcentages							
- <u>Nichées réussies/total des pontes</u>							
- à l'éclosion	20	27	53	65	90	50	57
- à l'envol	-	20	38	48	90	50	43
- <u>Nichées réussies à l'envol/nichées réussies à l'éclosion</u>	-	75	71	74	100	100	76
- <u>Nichées totalement réussies/nichées réussies</u>	100	100	75	54	44	50	63
- à l'éclosion	-	67	41	23	11	-	28

II - SUCCEES DES PONTES DE LAGONOSTICTA SENEGALA D'APRES LEUR TAILLE

Taille de la ponte de <u>L.s.</u>	1	2	3	4	5	> 5	Totaux
a). Résultats bruts							
- Nombre							
- d'oeufs pondus	5	30	135	216	50	28	464
- d'oeufs éclos	1	8	65	119	40	9	242
- de jeunes à l'envol	-	4	35	69	27	2	137
b). Pourcentages							
- Oeufs éclos/oeufs pondus	20	27	48	55	80	32	52
- Jeunes à l'envol/oeufs éclos	-	50	54	58	67	22	57
- Jeunes à l'envol/oeufs pondus	-	13	26	32	54	7	30
c). Nombres moyens							
- <u>Oeufs éclos par nid réussi</u>							
- à la ponte	0,2	0,5	1,4	2,9	4,0	4,2	1,8
- à l'éclosion	1,0	2,0	2,7	3,4	4,4	4,5	3,2
- <u>Jeunes à l'envol par nid réussi</u>							
- à la ponte	0,0	0,2	0,7	1,2	0,2	0,5	1,0
- à l'éclosion	0,0	1,0	1,4	1,9	3,0	1,0	1,8
- à l'envol	0,0	1,3	2,0	2,6	3,0	1,0	2,4

TABLEAU 28 (suite)

III - SUCCES DES PONTES PARASITISES DE LAGONOSTICTA SENEGALA D'APRES
LE SUCCES DU PARASITE A L'ECLOSION ET L'ENVOI

Taille de la ponte de <u>L.S.</u>	1	2	3	4	5	> 5	Totaux
a). Résultats bruts							
<u>Succès des pontes parasitées</u>							
- Nombre							
- de pontes	5	15	45	54	10	4	133
- de nichées réussies à l'éclosion	2	12	42	24	10	4	133
- non parasitées	-	1	8	20	3	1	33
- parasitées	1	11	34	34	7	3	100
- de nichées réussies à l'envol	1	11	34	34	7	3	100
- non parasitées à l'éclosion	-	1	5	13	3	1	23
- parasitées à l'éclosion mais	-	-	-	-	-	-	-
a- non parasitées à l'envol	-	-	2	-	1	-	3
Ensemble de ces nichées	-	1	7	13	4	1	26
b- parasitées à l'envol et contenant	-	-	-	-	-	-	-
- les 2 espèces de juvéniles	-	1	9	11	4	-	25
- uniquement le parasite	-	1	1	2	1	1	6
Ensemble de ces nichées	-	2	10	13	5	1	31
<u>Succès des oeufs à l'éclosion et à l'envol</u>							
- Nombre de poussins dans ces nichées							
- à l'éclosion							
- nichées non parasitées L.S.	-	2	21	68	13	5	109
- nichées parasitées L.S.	1	6	44	51	27	4	133
H.C.	-	6	27	26	14	1	75
- à l'envol							
- nichées non parasitées à l'éclosion L.S.	-	2	11	37	7	2	59
- nichées parasitées à l'éclosion mais	-	-	-	-	-	-	-
non parasitées à l'envol L.S.	-	-	5	-	5	-	10
- parasitées à l'envol et contenant	-	-	-	-	-	-	-
- les 2 espèces de juvéniles L.S.	-	2	19	32	15	-	68
H.C.	-	1	13	12	5	-	31
- uniquement le juvénile H.C.	-	1	1	5	2	1	10

TABLEAU 28 (fin)

III - SUCCES DES PONTES PARASITÉES DE LAGONOSTICTA SENEGALA D'APRES LE SUCCES DU PARASITE A L'ECLOSION ET L'ENVOI, (suite)

Taille de la ponte de <u>L. s.</u>	1	2	3	4	5	5	Totaux
b) Nombres moyens							
<u>- Nombre moyen de poussins par nichées à l'éclosion</u>							
<u>- non parasité</u>							
- poussins <u>L. s.</u>	0,0	2,0	2,6	3,3	4,3	4,5	3,3
<u>- parasité</u>							
- poussins <u>L. s.</u>	1,0	2,0	2,7	3,4	4,5	4,0	3,1
<u>H. c.</u>	1,0	2,0	1,7	1,7	2,3	1,0	1,7
Totalité des poussins	<u>2,0</u>	<u>4,0</u>	<u>4,4</u>	<u>5,1</u>	<u>6,8</u>	<u>5,0</u>	<u>4,8</u>
<u>- Nombre moyen de jeunes par nichées à l'envol</u>							
<u>- non parasité à l'éclosion</u>							
- jeunes <u>L. s.</u>	0,0	2,0	2,2	2,8	2,3	2,0	2,5
<u>- parasité à l'éclosion</u>							
non parasité à l'envol							
- jeunes <u>L. s.</u>	0,0	0,0	2,5	0,0	5,0	0,0	3,3
parasité (sans <u>L. s.</u>)							
- jeunes <u>H. c.</u>	0,0	1,0	1,0	2,5	2,0	1,0	1,6
nichées mixtes							
- jeunes <u>L. s.</u>	0,0	2,0	2,1	2,9	3,7	0,0	2,7
<u>H. c.</u>	0,0	1,0	1,4	1,0	1,2	0,0	1,2
Totalité des jeunes	<u>0,0</u>	<u>3,0</u>	<u>3,5</u>	<u>3,9</u>	<u>4,9</u>	<u>0,0</u>	<u>3,9</u>
RECAPITULATION							
<u>- Nombre moyen de jeunes <u>L. s.</u></u>							
- par nichées non parasitées	0,0	2,0	2,2	2,8	3,0	2,0	2,6
- par nichées parasitées	0,0	1,0	1,9	2,4	3,0	0,0	2,1
<u>- Nombre moyen de jeunes <u>H. c.</u></u>							
- par nichées parasitées	0,0	1,0	1,4	1,3	1,4	1,0	1,3

1) *Ponte*

Le paragraphe traitera successivement de la distribution des couvées parasitées et des couvées non parasitées en fonction de leur taille et du comportement de la femelle du parasite à l'époque de la ponte et des réactions de l'hôte vis-à-vis d'elle.

a) *Distribution des couvées*

Le tableau 29 montre que la distribution des couvées parasitées et des couvées non parasitées en fonction de la taille de la ponte de l'Amarante est semblable dans les deux cas : on doit en conclure que le parasite pond au hasard des nids découverts, indépendamment du nombre d'œufs déjà contenus dans ces nids.

Comme le parasite ne détruit pas les œufs de son hôte, la taille moyenne d'une couvée parasitée est égale à la taille d'une ponte d'Amarante à laquelle s'ajoutent les œufs du Combassou : la moyenne d'œufs pondus s'élève à 3,4 œufs d'Amarante et 1,7 de Combassou, soit une moyenne générale de 5,1 œufs. La taille d'une ponte parasitée d'Amarante est comprise entre 3,2 et 7,4 œufs et celle d'une ponte de Combassou contenant des œufs d'Amarante entre 4,5 et 9,0.

TABLEAU 29
REPARTITION COMPAREE DES OEUFS DU PARASITE
ET DE L'HOTE DANS LES COUVEES PURES ET LES
COUVEES PARASITEES

A - Couvées de <i>Lagonosticta senegala</i>							
Taille de la ponte de <u>L. s.</u>	1	2	3	4	5	> 5	Totaux
Pourcentage de couvées :							
- non parasitées	2,9	12,0	28,6	46,1	8,3	2,1	100,0
- parasitées	3,8	11,3	33,8	40,6	7,5	3,0	100,0
Nombre moyen d'œufs :							
- du parasite	2,2	1,8	1,7	1,5	2,4	1,7	1,7
- des deux espèces	3,2	3,8	4,7	5,5	7,4	6,7	5,1
B - Couvées d' <i>Hypochoera chalybeata</i>							
Nombre d'œufs d'H. c. par nid	1	2	3	4	> 4	Totaux	
- <u>Pourcentage des couvées</u>	54,9	27,1	9,0	7,5	1,5	100,0	
- <u>Nombre moyen d'œufs :</u>							
- de l'hôte	3,5	3,3	3,8	3,3	3,5	3,4	
- des deux espèces	4,5	5,3	6,8	7,3	9,0	5,1	

b) Réactions mutuelles de l'hôte et du parasite

La ponte de la femelle du parasite dans les nids de son hôte pose un double problème : pour le parasite, comment la femelle trouve-t-elle les nids de son hôte ? Quand y pond-t-elle ? comment y pond-t-elle ? pour l'hôte, quelles sont ses réactions envers le parasite ?

1) Pour trouver un nid où pondre, car le mâle ne prend aucune part à cette recherche, la femelle Combassou dispose de plusieurs moyens.

— Tout d'abord, celui qui est adopté par la plupart des espèces parasites : les mouvements d'allées-et-venues du mâle de l'hôte (seul ce dernier construit chez *Lagonosticta senegala*) constituent un bon indice. Toutefois, l'emplacement exact n'est pas pour autant connu car le nid, souvent de couleur cryptique avec son milieu, est habituellement bien caché dans le touffu de la végétation ou l'épaisseur des toits en paille des huttes africaines : il nous est arrivé d'observer des Combassous femelles recherchant pendant trois jours un nid que l'activité constructive d'un mâle leur avait pourtant signalé.

[Posé sur la hampe d'un régime de bananier, à une hauteur approximative de 1 m 50 et caché par les feuilles qui le recouvrent, un nid d'Amarante fraîchement construit contient, le 14 octobre, trois œufs couvés par les parents.

Depuis plusieurs jours déjà, alertée sans doute par les mouvements de va-et-vient des parents, une Combassou femelle recherche dans le touffu de la végétation l'emplacement de ce nid. Ce matin-là, elle se rapproche du bananier abritant le nid, mais, comme elle vole tout d'abord au-dessus de la plante, elle ne peut rien voir ; elle pénètre ensuite à l'intérieur du feuillage, se posant près de la hampe du régime, multipliant les gestes d'inspection, se dressant sur les pattes, étirant le cou, remuant la tête en tous sens ... jusqu'au moment où elle découvre un brin de paille apporté là par l'Amarante et qui sera pour elle le fil d'Ariane, car, en le suivant, elle arrive devant le nid sans pourtant encore trouver l'entrée... Bientôt, d'ailleurs, un bruit la fait s'envoler. Dans la journée, elle reviendra plusieurs fois sur les lieux, se heurtera aux parents auxquels elle livrera bataille et finira par pénétrer dans le nid pour y pondre.]

— *Ensuite*, l'observation de l'activité. La relève des parents devant un nid (elle se fait à l'extérieur dans cette espèce) s'accompagne d'un rituel, certes très discret, mais qui n'échappe certainement pas au parasite.

— *Enfin*, la méthode la plus souvent utilisée : l'exploration systématique des emplacements de nids possibles. Une grande partie de la journée, les Combassou femelles furètent, soit seules, soit par petits groupes de 4 à 5. Les nichoirs, visibles de loin et aisément repérables, les attirent particulièrement : elles s'y retrouvent à plusieurs, allant même jusqu'à se bousculer sur le perchoir. Lors de la visite de ces nichoirs par un Amarante, celui-ci se heurte le plus souvent à l'une d'elles, ce qui déclenche une courte bataille qui se limite généralement à des cris et des menaces, mais son effet semble bien d'éloigner les Amarantes de ces lieux, car ils l'occupent rarement. S'ils le font, leur nid a toutes chances d'être parasité. Peut-être sous la pression du parasite, l'Amarante aurait-il été conduit, au cours de son évolution, à éviter les endroits trop facilement réparables ou tout au moins à rechercher ceux plus tranquilles.

Dans les villages africains où la concentration des nids est importante, on aurait pu penser que le parasite y pondrait plus volontiers. Or, il n'en est rien, car l'Amarante a l'habitude de s'installer dans les toitures en chaume où son nid est si bien camouflé qu'il est difficilement repérable.

La visite des haies et des huttes par la femelle parasite a lieu pendant une bonne partie de la journée, généralement à la même heure pour un emplacement donné. Que quelque chose retienne son attention, elle se dresse sur ses pattes et inspecte longuement ; elle recherche, semble-t-il, un « signal visuel » qui lui indiquerait qu'un nid est réellement occupé et que l'occupant est bien l'espèce-hôte recherchée.

Que les œufs du parasite soient pondus dans les nids contenant soit des œufs en cours d'incubation, soit des jeunes d'un ou deux jours et *encore couvés* par leurs parents nous laisse penser que ce signal est associé à la couvaison.

Ce signal *ne peut être fourni par les œufs*, car ceux-ci sont continuellement couvés, et de ce fait, cachés de la vue. Il pourrait être donné par les parents eux-mêmes qui occupent constamment leur nid, une fois la ponte achevée. Si l'entrée du nid n'est pas fermée par une plume, le parasite voit une forme couchée au dos brun sans marque distinctive. S'il persiste à rester devant le nid, sa présence ne tardera pas à déclencher de la part de l'occupant une réaction de défense : celui-ci se dressera, se présentera à l'entrée du nid, le bec menaçant et si ce geste d'intimidation ne suffit pas, il prendra en chasse l'intrus ; ainsi, le propriétaire du nid s'est-il découvert et son identification devient facile. Celle-ci s'impose dans les cas où plusieurs espèces voisines se partagent le même biotope ou bien ont des formes de nid voisines (par exemple, ceux à terre). Une Combassou se « trompa » une fois d'hôte en pondant dans un nid de Cordon bleu (*Uraeginthus bengalus*) dans une volière à Richard-Toll. Il est vrai que cet oiseau couvait dans un nichoir identique à tous ceux qui y étaient installés et qui étaient occupés par des couples d'Amarante en train de nicher. En outre, la forme parallélépipédique du nichoir avait empêché le Cordon bleu de construire son nid globuleux habituel. *Ce jeune fut élevé avec succès par cet hôte occasionnel, en dépit des différences des marques buccales.*

De leur étude sur le parasitisme des Coucou en Afrique du Sud, Payne et Payne (1967) ont conclu que la spécialisation d'un Coucou dans une région donnée pour une espèce qui y est toujours abondante pouvait favoriser la découverte des nids nécessaires. En effet, les chances de trouver un nid adéquat sont multipliées si ces nids sont nombreux et appartiennent à une espèce déterminée.

Cette « connaissance » serait acquise très tôt, sans doute au stade poussin par le jeu de « l'imprinting ». Il semble bien qu'il en soit de même pour le Combassou qui parasite à Richard-Toll une espèce d'Estrilidés très abondante : l'Amarante. L'adaptation du Combassou aux différents emplacements de nidification de l'Amarante (à terre ou en hauteur, dans les villages ou les arbustes) et aux formes de nids (ouverts ou fermés) pourrait sans doute s'expliquer de la même manière. Par le jeu de « l'imprinting », le parasite garderait la mémoire des lieux où il est né en sorte qu'une fois devenu adulte, il retrouverait des endroits similaires pour y pondre à son tour ; il existerait en quelque sorte plusieurs « races écologiques » dont l'une pondrait seulement dans les nids d'Amarante construits à terre, l'autre, dans les nids des habitations humaines, etc.

2) un deuxième problème concerne le moment de la ponte du parasite par rapport à celui de son hôte, car ce mode de reconnaissance des nids cause une incertitude au parasite : la date du début de la ponte de son hôte. Tout se passe, comme si l'Amarante avait adopté un comportement constructeur qui dérouté le parasite en le privant de tout signal visuel ou acoustique annonciateur de sa ponte. En effet, beaucoup d'espèces parasites surveillent la construction du nid de leur hôte, laquelle s'achève habituellement à la ponte ; il leur suffit donc de pondre eux aussi à ce moment pour que, si les durées d'incubation des deux espèces sont voisines, leurs jeunes aient toutes les chances d'être élevés.

Chez l'Amarante, il en va tout autrement. La construction du nid, toujours menée par le mâle seul, commence peu avant la ponte, se poursuit pendant celle-ci et se prolonge parfois jusqu'à l'éclosion des œufs ; le transport d'une plume par un mâle peut tout au plus indiquer au parasite l'existence d'un nid, mais ne le renseigne pas sur l'état d'incubation des œufs.

Ce mode de ponte demeure un lourd handicap pour le parasite. Certes, il a développé, de son côté, plusieurs mécanismes lui permettant de s'adapter à ces conditions difficiles : une durée d'incubation plus courte (10 jours contre 13), un poids à la naissance plus élevé et une croissance plus rapide du poussin sont autant d'atouts qui le favorisent dans la compétition pour la vie. Ils ne sont pas suffisants, car le taux de mortalité du parasite est plus élevé que celui de son hôte : 82 contre 62 %.

Cette augmentation du taux de mortalité n'est pas liée à la présence d'une plus grande proportion d'œufs clairs car la composition moyenne des nichées parasitées à l'éclosion est la même que celle des couvées : 3,4 œufs d'Amarante et 1,7 de Combassou ; 3,1 poussins d'Amarante et 1,7 poussins de Combassou pour les nichées d'un jour.

— le troisième problème concerne la façon de pondre d'une femelle Combassou. Elle est très curieuse. On sait que la couvaison est ininterrompue chez l'Amarante, une fois la ponte achevée, et que les séjours des parents dans les nids sont toujours d'une assez longue durée (moyenne : 1 heure 30). Il arrive fréquemment qu'au bout d'un certain temps l'oiseau s'assoupisse : c'est à ce moment-là que la femelle Combassou pénètre dans le nid, y pond aussi rapidement que possible, puis ressort. Dérangé, l'oiseau couveur se réveille et sursaute. Cette observation, relatée une première fois par G. Morel (1959), fut répétée ensuite maintes fois. Elle ne constitue donc pas une exception. Mais il n'est pas toujours possible à la femelle Combassou de tromper la vigilance de l'oiseau couveur. Elle multiplie alors ses visites au nid jusqu'à ce que le parent, mis en état d'alerte, finisse par l'abandonner. Elle profite de cette absence pour pondre.

Cette ponte a toujours lieu à une heure plus tardive que celle de l'Amarante, mais non fixée : des pontes furent enregistrées aussi bien à 10 heures du matin qu'à 6 heures du soir.

Elle ne s'accompagne jamais de la destruction des œufs déjà présents dans le nid.

Les recensements journaliers des œufs dans les nids donnent une lumière sur l'origine des pontes multiples dans un même nid : les unes sont l'œuvre de plusieurs femelles pondant le même jour, comme le prouve l'augmentation anormalement rapide de la taille d'une couvée en une journée ; d'autres proviennent d'une même femelle, car les œufs, pondus à plusieurs jours d'intervalle, présentent des dimensions homogènes, ce qui laisse penser qu'ils ont été pondus par une même femelle ; enfin, un écart trop grand entre les dates des pontes et des variations trop importantes entre les dimensions des œufs font croire à la ponte de plusieurs femelles découvrant un même nid au hasard de leurs recherches individuelles. Une fois sa ponte achevée, LA FEMELLE COMBASSOU SE DÉSINTÉRESSE COMPLÈTEMENT DU (OU DES) NID (S) OÙ ELLE A PONDU.

Sans doute, l'état physiologique de la femelle Combassou rend compte de certaines différences

de comportement. L'insistance avec laquelle des femelles se tiennent devant un nid jusqu'au moment où elles peuvent y pénétrer fait penser à des oiseaux prêts à pondre. Et rien n'interdit de croire que si la découverte d'un lieu propice n'a pu se faire à temps, l'oiseau dépose son œuf n'importe où. Pourtant, la recherche d'un nid commence bien avant la ponte. Et une fois que l'un d'eux est reconnu, il est généralement inspecté tous les jours qui précèdent la ponte. Ces inspections auraient pour but d'aider la femelle à retrouver l'emplacement du nid et à s'assurer qu'il est toujours bien occupé, car chacune de ses visites déclenche une réaction de défense de la part des parents, s'ils sont encore dans ce nid pour couvrir.

L'Amarante ne considère pas le Combassou comme un visiteur indésirable. Le plumage de celui-ci, terne et dépourvu de toute tache de couleur, n'inciterait pas à l'agressivité (Payne, 1967). Cependant, une fois, nous avons assisté à une scène où la femelle Amarante demoura « figée » sur place un quart d'heure à la vue d'une femelle Combassou pénétrant dans son nid contenant une ponte fraîche : c'est là une réaction bien connue provoquée par un prédateur. Elle est décrite en détail plus loin (p. 95).

On peut se demander si la couvaison continue des *Amarantes*, qui n'est pas un fait général pour les Estrildidés, ne serait pas liée au parasitisme. De cette façon, l'oiseau couvreur assurerait une meilleure protection de son nid contre l'intrusion d'oiseaux étrangers, tout particulièrement du parasite.

Il protégerait également sa ponte contre les dommages que risque de provoquer le parasite en son absence. Il serait donc habituellement impossible au parasite de commettre des dégâts aux œufs de son hôte, comme cela est connu dans d'autres cas de parasitisme.

L'acceptation des œufs du parasite par l'Amarante paraît se faire sans difficulté. A ce sujet, il est bon de se rappeler l'habitude contractée par l'Amarante d'utiliser des nids précédemment occupés où il reste toujours les œufs non éclos des pontes antérieures : la femelle d'Amarante pond sur ceux-ci le même nombre d'œufs que dans n'importe quel autre nid.

2) Éclosion

L'étude du succès à l'éclosion des couvées comprendra deux parties. Une première traitera du succès à l'éclosion des pontes d'Amarante : l'influence du parasite pourra être précisée par la comparaison des réussites à l'éclosion des couvées non parasitées. Une deuxième partie concernera le succès à l'éclosion des pontes du parasite et montrera la pression exercée par les poussins du parasite sur ceux de son hôte. Il paraît nécessaire de rappeler ici que toutes les couvées parasitées pendant l'incubation ne le sont plus nécessairement à l'éclosion.

a) *Lagonosticta senegala*

Le comportement des parents pendant la couvaison et le succès à l'éclosion des œufs, dans le cas des couvées plus nombreuses que la normale, ont déjà intrigué plusieurs ornithologues qui ont cherché à résoudre expérimentalement ce problème sans parvenir à des résultats concordants (Lack, 1966). Le parasitisme de l'Amarante offre l'intérêt exceptionnel d'une expérience naturelle à grande échelle.

1) Succès des couvées à l'éclosion : comportement des parents

Par la suite de l'addition d'œufs à une ponte normale (ou le remplacement d'œufs par d'autres plus gros), une ponte parasitée peut être considérée comme une ponte super-normale pour reprendre une expression de Tinbergen (1951). L'auteur, on le sait, a montré expérimentalement sur l'Huitrier que cet oiseau semblait « choisir » les pontes plus nombreuses ou celles qui comptaient des œufs plus gros que ceux qu'il pond normalement ; Baerends a obtenu des résultats similaires sur le Goëland. Friedmann (1963), reprenant cette hypothèse, suggère que la tolérance de l'hôte au parasitisme pourrait s'expliquer par une stimulation plus grande du comportement incubateur des parents. Hamilton et Orians (1965) pensent trouver dans ces super-stimulus une des raisons qui auraient permis le parasitisme. Toutefois, il n'existait jusqu'ici aucune preuve d'une modification dans ce sens du compor-

tement incubateur des petits Passereaux. L'examen du succès de l'éclosion des couvées parasitées et des couvées non parasitées de l'Amarante (tabl. 29 et 30) montre la justesse de vue de ces auteurs, puisque le taux moyen de succès à l'éclosion est supérieur de 10 % pour les couvées parasitées : 56,3 % au lieu de 45,6 %. Les œufs additionnels du parasite jouent exactement le même rôle de stimulus que les œufs d'Amarante. Le succès à l'éclosion des pontes pures de 4 œufs d'Amarante est semblable à

TABLEAU 30
SUCCE COMPARE DE L'ECLOSION DANS LES COUVEES PURES
ET LES COUVEES PARASITEES DE *LAGONOSTICTA SENEGALA*

a) d'après la taille de la couvée							
Nombre d'œufs par couvée	1,0 à	2,0 à	3,0 à	4,0 à	5,0 à	5,9	Moyennes
<u>Couvée non parasitée</u>							
- œufs de <i>L. s.</i>	1,0	2,0	3,0	4,0	5,0	6,0	3,4
<u>Couvée parasitée</u>							
- œufs de <i>L. s.</i>	-	1,0	2,0	3,0	4,0	5,0	3,4
- œufs d' <i>H. c.</i>	-	1,7	1,7	1,7	1,7	1,7	1,7
<u>Succès à l'éclosion des couvées</u>							
- non parasitées	0,0	24,0	39,0	54,0	65,0	60,0	45,6
- parasitées	-	20,0	26,6	53,3	64,7	78,5	56,3
b) d'après la taille de la ponte de <i>Lagonosticta senegala</i>							
Taille de la ponte de <i>L. s.</i>	1	2	3	4	5	Moy. générales	
<u>Niches totalement réussies / Total des niches réussies :</u>							
- couvées non parasitées	0,0	85,7	70,3	58,3	56,2		62,7
- couvées parasitées	100,0	100,0	75,0	54,2	45,4		62,6
<u>Couvées non parasitées :</u>							
Pourcentage d'œufs de <i>L. s.</i>							
- perdus par abandon de nids	100,0	75,8	60,8	45,9	35,0		50,3
- perdus par éclosion partielle de la ponte	0,0	1,8	5,0	7,5	8,0		7,2
- éclos	0,0	22,4	34,2	46,6	57,0		42,5
<u>Couvées parasitées :</u>							
Pourcentage d'œufs de <i>L. s.</i>							
- perdus par abandon de nids	80,0	73,3	46,6	35,1	30,8		40,7
- perdus par éclosion partielle de la ponte	0,0	0,0	5,3	9,9	6,4		7,2
- éclos	20,0	26,7	48,1	55,0	62,8		52,1
Nombre moyen de poussins <i>L. s.</i> par nichée provenant de couvée :							
- non parasitées	0,0	1,8	2,6	3,4	4,5		3,3
- parasitées	1,0	2,0	2,7	3,4	4,4		3,2
c) Nombre moyen comparé des poussins par nichée parasitée et non parasitée provenant toutes de couvées parasitées (les nichées non parasitées sont dues à un défaut d'éclosion des œufs du parasite).							
Taille de la ponte de <i>L. s.</i> (œufs)	1	2	3	4	5	5	Moy. g.
<u>Nombre moyen de poussins par nichée :</u>							
<u>non parasitée</u>							
- poussins <i>L. s.</i>	0	2,0	2,6	3,3	4,3	4,5	3,3
<u>parasitée</u>							
- poussins <i>L. s.</i>	1,0	2,0	2,7	3,4	4,5	4,0	3,1
- poussins <i>H. c.</i>	1,0	2,0	1,7	1,7	2,3	1,0	1,7
- totalité des poussins	2,0	4,0	4,4	5,1	6,8	5,0	4,8

celui des pontes parasitées de 3 œufs d'Amarante dont la taille moyenne est devenue égale à 4,7 œufs du fait du parasitisme ; il existe une correspondance similaire entre les pontes pures de 5 œufs d'Amarante et les pontes parasitées de 4 œufs d'Amarante (taille moyenne de la couvée : 5,7).

Ces résultats étaient d'ailleurs prévisibles car, contrairement à ce qui se passe pour *Apus affinis* (Lack, 1966), le succès à l'éclosion des couvées non parasitées d'Amarante augmente avec la taille de la ponte.

2) Succès de l'éclosion des œufs de *Lagonosticta senegala*.

Résultats

Le bilan des couvées d'Amarante à l'éclosion (tabl. 30 b) fait apparaître deux causes de pertes d'œufs :

1° *L'abandon des nids* qui représente la part la plus importante et qui est influencée par le parasitisme ;

2° *L'échec partiel dans les couvées réussies* : son taux reste inchangé, qu'il y ait ou non parasitisme, et s'accorde avec les données recueillies sur d'autres petits Passereaux (Pinowski, 1968).

Les œufs d'Amarante éclosent donc aussi bien dans les couvées parasitées que dans les couvées non parasitées.

Le tableau 30 b montre aussi que le nombre moyen d'œufs éclos par nichée ne subit aucune variation du fait du parasitisme : 3,3 contre 3,2 poussins. De même, le pourcentage de nichées totalement réussies pour l'ensemble des nichées réussies reste inchangé : 62,7 % contre 62,6 %. La répartition des nichées en fonction du nombre de poussins d'Amarante est donc semblable, quelle que soit l'origine des couvées : les nichées de 3 et 4 poussins groupent à elles seules les 3/4 des nichées réussies à l'éclosion.

On doit enfin remarquer que les nichées parasitées à l'éclosion comptent un nombre supérieur de poussins : 4,8 au lieu de 3,3 car les poussins du Comhassou s'ajoutent à ceux de son hôte. Le tableau 30 c, permet de se rendre compte aussi que les naissances d'Amarante sont aussi nombreuses dans toutes les nichées provenant de couvées parasitées, même s'il y a échec d'éclosion des œufs de Comhassou dans ces couvées (33 nichées non parasitées dans nos recensements).

Causes du succès identique à l'éclosion des couvées pures et parasitées

La condition du succès à l'éclosion des œufs (si rien ne l'entrave : infertilité, dommage à l'œuf) est leur maintien à température constante pendant toute la durée de l'incubation. C'est habituellement le corps de l'oiseau qui fournit la chaleur nécessaire. Si la taille de la ponte est augmentée par addition d'œufs, ce qui arrive précisément dans le cas du parasitisme, les besoins en énergie calorifique augmentent nécessairement (Friedmann, 1963).

Deux raisons peuvent être invoquées pour expliquer le succès identique de l'éclosion des œufs d'Amarante dans les couvées parasitées et les couvées non parasitées :

1) D'abord, les conditions climatiques existant à Richard-Toll pendant une bonne partie de l'année sont telles que la couaison pourrait être supprimée dans la journée, tant les températures diurnes y sont élevées (tabl. 2). Le comportement incubateur du *Quelea quelea* s'est modifié dans ce sens, puisque cet oiseau vient sporadiquement dans la journée couvrir ses œufs (Morel G. et Bourlière F., 1955). De jour, *Estrilda troglodytes* ne demeure jamais longtemps à l'intérieur de son nid, comme nous l'avons observé à Richard-Toll.

2° Ensuite, l'augmentation du volume de la ponte est relativement faible.

Les œufs du parasite n'étant guère plus gros que ceux de son hôte, il se trouve que lorsque le parasite pond ses œufs dans des pontes de 1,2 ou 3 œufs de *Lagonosticta senegala*, la taille moyenne de ces pontes parasitées (48,9 % de cas) est encore inférieure à la taille maximum d'une ponte pure de l'hôte (5 œufs). La taille moyenne générale d'une ponte parasitée est elle-même à peine supérieure (5,2 œufs) à cette taille maximum. Dans 40,4 % de cas (ponte de l'hôte égale à 4 œufs), la taille moyenne de la ponte parasitée ne dépasse encore que d'un demi-œuf (5,5 œufs) la taille maximum d'une ponte pure. Enfin, le nombre maximum d'œufs d'une ponte parasitée ne dépasse jamais 9 œufs, soit 1,8 fois la taille maximum de la ponte pure.

Ces données concordent avec celles d'autres auteurs (Friedmann, 1963) : chez le Fournier, (Hann, 1947), le volume maximum d'œufs que cet oiseau parvient à couvrir avec succès correspond à 1,8 fois le volume normal de sa ponte.

b) *Hypochoera chalybeata*

Les résultats du succès à l'éclosion et à l'envol des couvées parasitées, en fonction du nombre d'œufs d'*Hypochoera chalybeata* pondus par nid, figurent dans le tableau 31.

Le succès à l'éclosion des œufs d'*Hypochoera chalybeata* dépend pour une bonne part du nombre que le parasite a pondu dans un nid d'Amarante : PLUS IL Y A D'ŒUFS DU PARASITE, MEILLEURE EST LEUR RÉUSSITE. Cette constatation est fondamentale pour comprendre le succès à l'envol des nichées parasitées.

Résultats

Les résultats regroupés dans le tableau 32 mettent en évidence l'influence du nombre d'œufs pondus par le parasite dans un nid sur le pourcentage de couvées réussies et d'œufs éclos.

Pourcentage de nichées réussies à l'éclosion.

Ce pourcentage augmente légèrement avec la taille de la ponte du parasite : il passe de 56,1 % pour les couvées contenant 1 œuf du parasite à 70 % pour celles en comptant 4. Cette augmentation n'est pas aussi importante que celle calculée pour les pontes d'Amarante, car une couvée contenant un œuf du parasite a une taille moyenne de 4,5 œufs qui est déjà presque égale à la taille maximum d'une ponte pure d'Amarante (5 œufs) ; par conséquent, le comportement incubateur des parents est déjà très fortement stimulé dans le cas des couvées contenant un œuf du parasite.

Pourcentage de nichées parasitées.

Plus une couvée compte d'œufs du parasite, plus elle a de chance d'être parasitée à l'éclosion et de contenir un nombre élevé de poussins du parasite.

Si le nombre d'œufs du parasite recensé dans une ponte d'Amarante passe de 1 à 4, le pourcentage de nichées parasitées augmente de 41,5 % à 100 %. De même, le nombre moyen de poussins par nichée passe de 1 à 3,5. Il faut en particulier souligner que 4 œufs de Combassou pondus dans un même nid peuvent tous éclore. Étant donné que le nombre moyen de poussins d'Amarante reste constant, quel que soit le nombre d'œufs du parasite contenus dans les couvées, la taille moyenne d'une nichée parasitée s'accroît d'une façon importante : elle est comprise entre 4,2 et 6,7 poussins.

Plus de la moitié des poussins du parasite naissent dans le quart des nichées parasitées, traduisant une pression importante du parasite dans ces nichées au moment de l'éclosion.

Causes des échecs

Ces résultats s'expliquent aisément par la façon de pondre des femelles du parasite :

— celles-ci ne « savent » jamais exactement la date de la ponte de leur hôte, si bien qu'une ponte trop tardive cause l'échec de l'éclosion des œufs.

C'est pourquoi certaines couvées qui furent parasitées pendant l'incubation contiennent seulement des poussins d'Amarante à l'éclosion. Ces nichées ne sont donc plus parasitées. Le nombre d'œufs ainsi pondus en pure perte s'élève environ au 1/3 des œufs pondus dans les couvées réussies à l'éclosion (131 œufs). Ces 45 œufs, non éclos, représentent le cinquième de la totalité des œufs pondus.

— Le fait que les œufs d'*Hypochoera chalybeata* sont souvent pondus à peu près au même temps explique qu'en cas de réussite, une grande partie ou la totalité des œufs pondus par le parasite éclôt. Ces œufs ont été déposés par la même femelle à quelques jours d'intervalle ou bien par plusieurs femelles le même jour. Si donc, la date de ponte du premier œuf fut « bonne », toute la ponte éclôt « à temps ».

Les pertes subies par le parasite pendant l'incubation (tabl. 32 b) ont 3 causes : l'abandon du nid par les parents nourriciers cause de la perte la plus importante (43 %) ; ensuite, l'absence totale d'éclosion dans les nichées réussies (19 %) et enfin, l'échec partiel de l'éclosion des œufs (5 %). Dans le cas de désertion des nids, il est bien évident que même les œufs pondus « à temps » ne peuvent éclore, ce qui diminue encore les chances de réussite de l'éclosion des œufs de Combassou.

TABLEAU 31

SUCCES DES COUVES PARASITEES D'APRES LE NOMBRE D'OEUPS DU
PARASITE PONDUS

(Saisons de reproduction 1963/64 et 1964/65)

I - SUCCES DES NIDS

Nombre d'oeufs <u>H.c.</u> par nid	1	2	3	4	>4	Totaux
a) Résultats bruts						
- Nombre de nids contenant des oeufs du parasite	<u>73</u>	<u>36</u>	<u>12</u>	<u>10</u>	<u>2</u>	<u>133</u>
- Nombre de nichées réussies à l'éclosion						
- sans oeuf du parasite éclos	24	6	3	-	-	33
- avec oeuf du parasite éclos	17	13	5	7	-	42
Ensemble de ces nichées	<u>41</u>	<u>19</u>	<u>8</u>	<u>7</u>	<u>-</u>	<u>75</u>
- Nombre de nichées réussies à l'envol						
- n'étant pas parasitées à l'éclosion	<u>17</u>	<u>4</u>	<u>2</u>	<u>-</u>	<u>-</u>	<u>23</u>
- parasitées à l'éclosion et contenant à l'envol						
uniquement des jeunes <u>L.u.s.</u>	1	-	-	2	-	3
uniquement des jeunes <u>H.c.</u>	2	1	2	1	-	6
des jeunes <u>L.u.s.</u> et <u>H.c.</u>	11	10	2	2	-	25
Totalité de ces nichées	<u>14</u>	<u>11</u>	<u>4</u>	<u>5</u>	<u>-</u>	<u>34</u>
Ensemble de ces nichées	<u>31</u>	<u>15</u>	<u>6</u>	<u>5</u>	<u>-</u>	<u>57</u>
b) Pourcentages						
- Nichées réussies à l'éclosion / total des pontes						
- nichées non parasitées	33	16	14	-	-	25
- nichées parasitées	23	37	54	-	-	31
Ensemble de ces nichées	<u>56</u>	<u>53</u>	<u>68</u>	<u>-</u>	<u>-</u>	<u>56</u>
- Nichées réussies à l'envol / nichées réussies à l'éclosion						
non parasitées à l'éclosion	41	21	13	-	-	30
parasitées à l'éclosion	35	58	60	-	-	46
Ensemble de ces nichées	<u>76</u>	<u>79</u>	<u>73</u>	<u>-</u>	<u>-</u>	<u>76</u>
- Nichées réussies à l'envol / total des pontes						
- non parasitées à l'envol	25	11	18	-	-	20
- parasitées à l'envol	18	30	32	-	-	23
Ensemble de ces nichées	<u>43</u>	<u>41</u>	<u>50</u>	<u>-</u>	<u>-</u>	<u>43</u>
- Pourcentage de nichées parasitées						
- à l'éclosion	41	68	62	100	-	67
- à l'envol / pontes	18	30	32	-	-	23
/ nichées à l'éclosion	32	58	58	-	-	41
/ nichées à l'envol	42	73	64	-	-	54

II - SUCCES DES OEUFS D'HYPOCHERA CHALYBEATA

Nombre d'oeufs H.c. par nid 1 2 3 4 > 4 Totaux

a) Résultats bruts

1/ Hypochera chalybeata

Nombre

- d'oeufs pondus	73	72	36	40	11	232
- d'oeufs éclos	17	19	14	25	-	75
- de jeunes à l'envol	13	14	6	8	-	41

2/ Lagonosticta senegalensis

Nombre

- d'oeufs pondus	257	121	46	33	7	464
- d'oeufs éclos dans les nichées	78	22	9	-	-	109
- non parasitées	56	41	13	23	-	133

Ensemble de ces nichées 134 63 22 23 - 242

- de jeunes à l'envol dans les nichées

- non parasitées à l'éclosion	46	8	5	-	-	59
- parasitées à l'éclosion et	-	-	-	-	-	-
- non parasitées à l'envol	3	-	-	7	-	10
- parasitées à l'envol	30	29	3	6	-	68

Ensemble de ces nichées 79 37 8 13 - 137

b) Pourcentages

1/ Hypochera chalybeata

- Oeufs éclos/oeufs pondus	23	26	51	-	32
- Jeunes à l'envol/oeufs éclos	76	74	36	-	55
- Jeunes à l'envol/oeufs pondus	18	19	18	-	18

2/ Lagonosticta senegalensis

- Oeufs éclos/oeufs pondus	52	52	57	-	52
- Jeunes à l'envol/oeufs éclos	59	59	46	-	57
- Jeunes à l'envol/oeufs pondus	31	31	26	-	30

c) Nombre moyens

1/ Hypochera chalybeata

- Oeufs éclos par nid parasité					
- à la ponte	0,2	0,5	1,7	-	0,5
- à l'éclosion	1,0	1,2	3,2	-	1,7
- Jeunes à l'envol par nid parasité					
- à la ponte	0,1	0,1	0,1	-	0,1
- à l'éclosion	0,7	1,0	1,1	-	0,9
- à l'envol	1,0	1,2	2,0	-	1,3

2/ Lagonosticta senegalensis

- Oeufs éclos par nid réussi					
- à la ponte	1,8	1,7	2,0	-	1,8
- à l'éclosion	3,2	3,3	3,0	-	3,2
- Jeunes à l'envol par nid réussi					
- à la ponte	1,0	1,0	1,0	-	1,0
- à l'éclosion	1,9	1,9	1,4	-	1,8
- à l'envol	2,5	2,4	1,9	-	2,4

TABLEAU 32

SUCCES A L'ECLOSION DES COUVEES PARASITEES D'APRES LE NOMBRE D'OEUFS
D'*HYPOCHERA CHALYBEATA* PAR NID

a) Succès à l'éclosion	1	2	3	4	>4 [†]	Totaux
Nombre d'oeufs <u>H. c.</u> par nid (stade oeufs)						
Succès à l'éclosion des couvées parasitées	56,1	52,7	68,1	0,0		56,3
Nichées parasitées/nombre total de nichées à l'éclosion	41,5	68,5	80,0	0,0		66,0
Nombre moyen de poussins par nichées parasitée						
- <u>L. s.</u>	3,2	3,1	3,0	0,0		3,1
- <u>H. c.</u>	1,0	1,4	3,2	0,0		1,7
Nombre moyen total	4,2	4,5	6,2	0,0		4,8
Distribution des nichées	40,5	31,0	<u>28,5</u>	0,0		100,0
Pourcentage de poussins du parasite dans ces nichées						
	23,1	24,8	52,1	0,0		100,0
b) Répartition des pertes d'oeufs pendant l'incubation						
Ensemble des couvées		Couvées à abandonnées	à l'éclosion réussies			
			ensemble des couvées	sans parasite	avec parasite	
Nombre d'oeufs <u>H. c.</u> pondus	232	101	131	45	86	
Nombre d'oeufs <u>H. c.</u> non éclos	157	101	56	45	11	
Pourcentage de pertes d'oeufs par						
- abandon de nids	43,5	100,0	-	-	-	
- défaut d'éclosion dans une ponte de <u>L. s.</u>						
- de tous les oeufs <u>H. c.</u>	19,3	-	34,5	100,0	-	
- d'une partie des oeufs <u>H. c.</u>	4,7	-	8,3	-	12,7	
Totaux	67,5	100,0	42,8	100,0	12,7	

† : Ces couvées représentent 1,5% du total des couvées parasitées.

La perte causée au parasite par le comportement de ponte de son hôte est en partie contrebalancée par son meilleur comportement incubateur. En créant des conditions plus favorables, le parasite diminue de 10,6 % le nombre d'échecs subis pendant l'incubation. Comme la perte moyenne en oeufs dans l'ensemble des couvées parasitées est de 1,18 oeufs (157 oeufs pour 133 couvées), la perte due à l'insuccès de ces 10,6 % des couvées correspond à 11,9 % d'œufs. La perte totale en œufs du parasite s'éleverait alors aux 4/5 des œufs pondus (79,4 %).

3. Envol

Le plan suivi pour étudier le succès à l'envol sera le même que celui adopté pour le succès à l'éclosion : tout d'abord, réussite des pontes du *Lagonosticta senegala*, ensuite celle d'*Hypochera chalybeata*.

a) *Lagonosticta senegala*

Résultats

Ces résultats (tabl. 33) montrent comment le meilleur succès à l'éclosion des couvées parasitées permet à l'espèce de subir pendant l'élevage une mortalité plus importante (en particulier, dans les nichées ayant pour origine les pontes de 4 œufs) sans en supporter de conséquences fâcheuses.

1^o Grâce à une réussite identique de toutes les nichées pendant l'élevage (77 %), les couvées parasitées gardent le bénéfice acquis à l'éclosion d'un succès supérieur de leurs nichées : celles-ci donnent 42,8 % de nichées prêtes à l'envol contre 35,2.

2^o Le meilleur succès à l'envol de ces nichées est compensé par un nombre moyen de jeunes Amarantes par nichée plus faible (1,8 contre 2,2) si bien que le nombre moyen de jeunes à l'envol par couvée redevient le même pour tous : 1,0.

3^o Les couvées et les nichées à l'éclosion, qu'elles soient ou non parasitées pendant l'incubation, montrent une distribution semblable en fonction du nombre d'œufs ou de poussins qu'elles comptent.

TABLEAU 33

SUCCÈS COMPARE A L'ENVOL DES COUVEES PURES ET DES COUVEES PARASITEES

DE *LAGONOSTICTA SENEGALA*

Taille de la ponte de <i>L. s.</i>	1	2	3	4	5	> 5	Totaux
<u>Succès à l'envol</u>							
a - <u>des nichées réussies à l'éclosion venant des couvées</u>							
- non parasitées	-	71	66	80	87	100	77
- parasitées	-	75	71	74	100	100	76
b - <u>des couvées</u>							
- non parasitées	-	17	26	43	55	60	35
- parasitées	-	20	38	48	90	50	43
<u>Pourcentage de nichées totalement réussies / nombre total de nichées réussies</u>							
- couvées non parasitées	-	80	39	43	9	-	39
- couvées parasitées	-	67	41	23	11	-	28

4^o Il n'en est plus de même à l'envol pour les nichées issues des pontes parasitées comptant 4 œufs d'Amarante. On recense moitié moins de nichées de 4 jeunes Amarantes (17,6 contre 31,8 %). En outre, 10,5 d'entre elles ne comptent plus que des Combassous à l'exclusion de tout Amarante (tabl. 34 et fig. 13). Le nombre moyen de jeunes Amarantes par nichée passe de 2,5 à 1,0.

La conclusion qui s'impose à la lecture de ces tableaux est la suivante : tandis que toutes les couvées de 3 œufs d'Amarante, parasitées ou non, donnent à l'envol des nichées de composition identique, celles de 4 œufs d'Amarante et plus accusent à l'envol une nette diminution du nombre de jeunes Amarantes quand elles ont été parasitées.

L'hypothèse de Hamilton et Orians (1965) — selon laquelle les poussins surnuméraires du parasite, en demandant la becquée en même temps que ceux de leurs hôtes, joueraient le rôle d'un super-stimulus qui déclencherait chez les parents un réflexe amplifié pour la recherche de la nourriture — ne se trouve donc pas vérifiée dans tous les cas. Il est évident que LES PARENTS NE PEUVENT ÉLEVER

UNE QUANTITÉ ILLIMITÉE DE JEUNES. Une fois cette limite franchie, le nombre de poussins mourant pendant l'élevage augmente considérablement. C'est cette limite qu'il faut chercher à définir, en étudiant successivement la réussite des pontes d'Amarante, puis celle de Combassou. Il sera considéré que, dans une nichée mixte, le poussin de Combassou occupe la même place qu'un poussin d'Amarante si bien que seul le nombre de poussins dans une nichée importe et non leur identité.

Les couvées parasitées de 3 œufs d'Amarante donnent, à l'éclosion, des nichées parasitées moyennes de 4,4 poussins. Ce nombre est évidemment supérieur à la moyenne générale calculée pour l'ensemble des nichées pures (3,3), mais encore égal à la taille moyenne d'une nichée née des couvées pures de 5 œufs d'Amarante. Dans ces conditions, les poussins de Combassou ne créent pas de charge supplémentaire aux parents nourriciers : tous les jeunes sont correctement élevés.

DISTRIBUTION DES COUVÉES ET DES NICHEES DE L. s.

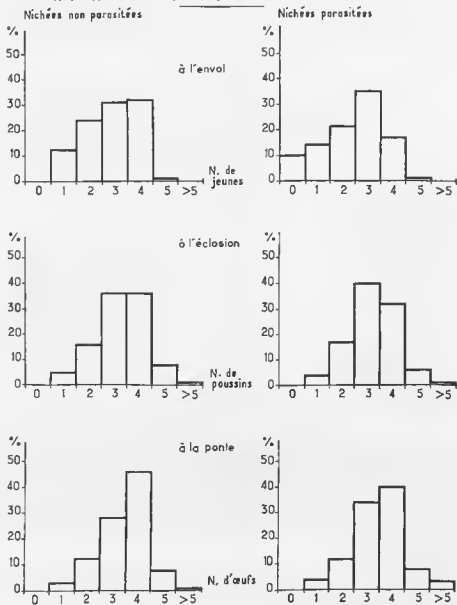


Fig. 13

TABLEAU 34

DISTRIBUTION DES NICHEES EN FONCTION DU NOMBRE D'OEUFs,
DE POUSSINS OU DE JEUNES DE *LAGONOSTICTA SENEGALA* QU'ELLES
COMPENT.

Nombre d'oeufs de poussins ou de jeunes contenus dans une couvée	0	1	2	3	4	5	> 5	Totaux
<u>Couvées non parasitées</u>								
- à la ponte	-	2,9	12,0	28,6	46,1	8,3	2,1	100,0
- à l'éclosion	-	4,6	16,3	35,4	34,6	8,2	0,9	100,0
- à l'envol	-	11,7	24,7	30,6	31,8	1,2	0,0	100,0
<u>Couvées parasitées</u> (+)								
- à la ponte	-	3,8	11,3	33,8	40,6	7,5	3,0	100,0
- à l'éclosion	-	4,0	17,3	40,0	32,0	5,4	1,3	100,0
- à l'envol	10,5	14,0	21,1	35,1	17,6	1,7	0,0	100,0

(+) toutes ces couvées ne donneront pas nécessairement de nichées parasitées à l'envol.

Il n'en est plus de même pour les couvées parasitées de 4 œufs d'*Amarante* : à l'éclosion, les nichées parasitées comptent une moyenne de 5,1 poussins. Certes, une nichée aussi nombreuse ne constitue pas encore une exception pour les parents nourriciers, car, à l'éclosion des couvées non parasitées, les nichées de 5 poussins représentent 8,2 % de l'ensemble de ces nichées. Toutefois, ce qui est une *moyenne* pour les nichées parasitées constitue un *maximum* pour les nichées non parasitées. Il existe donc un certain nombre de cas où la quantité totale de poussins dans une nichée est encore plus élevée : leur sort s'éclaire à la lumière des données recueillies sur le succès à l'envol des pontes de Combassou.

b) *Hypochoera chalybeata*

Résultats

Tandis que le pourcentage de nichées abandonnées pendant l'élevage n'est pas modifié par le parasitisme, la mortalité des poussins en est très affectée : ce sont les nichées les plus nombreuses à l'éclosion qui souffrent le plus du parasitisme. On se souvient que la moitié de la population de jeunes parasites était concentrée dans le quart des nichées parasitées à l'éclosion. A l'envol, celles-ci n'en possèdent plus que le tiers. La population *Amarante* est, elle aussi, sujette à de nombreux décès.

La composition des nichées à l'envol en est donc transformée : une plus forte proportion de nichées comptant seulement un jeune Combassou et une proportion beaucoup plus faible de 3 ou plus. Le tableau 35 donne la composition des couvées parasitées (stade œufs) et des nichées à l'éclosion et prêtes à s'envoler. La diminution du nombre moyen de jeunes dans les nichées qui furent les plus nombreuses à l'éclosion conduit à la formation de nichées comptant uniquement des *Amarantes* ou des Combassous. Sur les 34 nichées parasitées à l'éclosion et réussies à l'envol, 3 comptent des *Amarantes* et 6 autres des Combassous seulement. Ces 9 nichées représentent le quart des nichées réussies à l'envol (28,5 %). La pression exercée par le parasite sur l'espèce-hôte joue d'une façon importante dans tous ces cas. Elle se traduit par un abaissement du taux de réussite pour les deux espèces : l'hôte et le parasite.

Cependant, l'étude du taux général du succès à l'envol des œufs pondus révèle un résultat qui mérite d'être commenté : ce taux de succès est indépendant de la taille de la ponte : il est toujours égal au cinquième des œufs pondus par le parasite.

TABLEAU 35
SUCCEs A L'ENVOL DES COUVÉES PARASITÉES

a) D'après le nombre d'oeufs de HYPPOCHERA CHALYBEATA par nid

Nombre d'oeufs <u>H.c.</u> dans une ponte de <u>L.s.</u>	1	2	3	4	> 4	Totaux
<u>Taux de succès à l'envol des nichées parasitées à l'éclosion</u>	82,4	84,6	75,0			76,6
Nombre moyen de poussins par nichées						
- à l'éclosion <u>L.s.</u>	3,2	3,1	3,0		0,0	3,1
- <u>H.c.</u>	1,0	1,2	3,2		0,0	1,7
- à l'envol <u>L.s.</u>	2,3	2,6	1,5		0,0	2,2
- <u>H.c.</u>	0,9	1,2	1,5		0,0	1,2
Distribution des nichées à l'envol	41,2	32,4	26,4		0,0	100,0
Pourcentage de jeunes <u>H.c.</u> dans ces nichées						
- à l'éclosion	23,1	24,8	52,1		0,0	100,0
- à l'envol	32,1	33,6	34,3		0,0	100,0
Pourcentage de mortalité pendant l'élevage						
- des poussins <u>L.s.</u>	41,0	41,3	61,1		0,0	42,8
- des poussins <u>H.c.</u>	23,5	26,3	64,1		0,0	45,3
Pourcentage total de mortalité	36,9	28,1	62,6		0,0	43,5
Pourcentage de mortalité pour <u>H.c.</u> entre la ponte et l'envol	82,1	80,5	81,5		100,0	82,3

b) D'après le nombre d'oeufs, de poussins ou de jeunes contenus dans un nid

Nombre de parasites dans un nid	1	2	3	4	4	Totaux
Distribution des nids comptant						
- des oeufs <u>H.c.</u>	54,9	27,1	9,0	7,5	1,5	100,0
- à l'éclosion, des poussins <u>H.c.</u>	40,5	31,0	11,9	16,6	0,0	100,0
- à l'envol, des jeunes <u>H.c.</u>	68,4	26,4	3,9	1,3	0,0	100,0

Discussion

Ces résultats s'expliquent assez bien si on se souvient des modalités d'éclosion des couvées en fonction du nombre d'oeufs qu'elles contiennent.

— pour les couvées parasitées par un ou deux oeufs, les pertes sont importantes pendant l'incubation, mais les nichées réussies à l'éclosion comptent un nombre raisonnable de poussins que les parents peuvent nourrir sans difficulté. Dans ces conditions, le succès à l'envol est bon. A un taux de mortalité élevé pendant l'incubation succède un taux faible pendant l'élevage;

— pour les couvées plus nombreuses, c'est exactement le contraire qui se passe. Les faibles pertes subies pendant l'incubation ont entraîné la réussite de nombreuses couvées, chacune comptant un nombre élevé de poussins. Les parents ne peuvent plus satisfaire tous les appétits. Il s'instaure entre les poussins une compétition sévère pour la nourriture qui cause dans les premiers jours de l'élevage la mort d'une partie de ceux-ci. Mrs Nico (1937) fait remarquer que, dans ces conditions, ce sont les parents eux-mêmes qui enlèvent du nid leurs jeunes moribonds, alors qu'habituellement, c'est le parasite qui rejette son hôte.

Les poussins les plus forts survivent seuls. Ils ont une double origine. Ils peuvent être nés les premiers si bien qu'au moment de la naissance des autres poussins, ils sont déjà tous vigoureux, et en cas de difficulté, ont davantage de chance de survivre; ils peuvent aussi naître avec un poids plus élevé

et croître plus vite : ce sont là les caractères du poussin du parasite qui lui permettent de s'imposer dans bien des cas.

De nouveau, la date de la ponte du parasite par rapport à celle de son hôte et la façon de pondre des femelles jouent un rôle important, (on sait que la durée d'incubation des œufs de *Combassou* est de dix jours et celle des œufs d'*Amarante* de treize).

L'éclosion des œufs du parasite peut avoir lieu avant, pendant ou après celle de son hôte. Il faut immédiatement souligner que les parents commencent à nourrir les poussins du parasite même si ceux-ci naissent avant la date normale de l'éclosion de leurs propres œufs. Un décalage de plusieurs jours peut donc s'observer entre le début de la période de nourrissage des poussins du parasite et la fin théorique d'incubation des œufs de l'hôte.

Né le premier, les meilleures conditions sont réalisées pour le parasite qui a toutes les chances de parvenir à l'envol.

Né le dernier, le poussin du parasite est généralement condamné à mourir.

Né en même temps, il doit soutenir une lutte âpre et si la nichée est très nombreuse, la nourriture apportée par les parents est insuffisante et cause la mort des plus faibles ; si la nichée est moins nombreuse, poussins du parasite et de l'hôte sont élevés simultanément, constituant les familles mixtes.

Des observations analogues sont relatées par Friedmann (1964) pour *Clamator glan darius*.

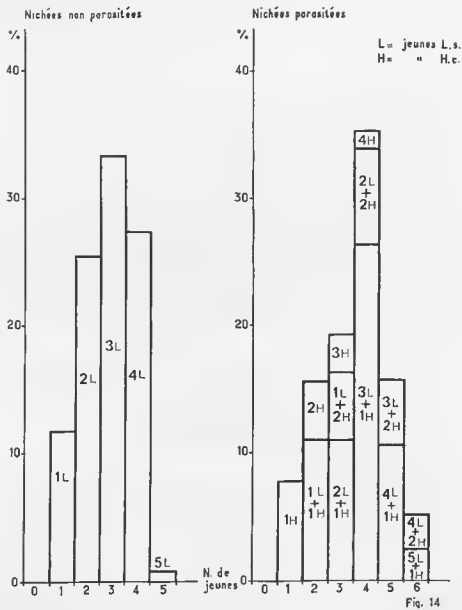
La réussite des pontes de 3 œufs ou plus de *Combassou* s'explique encore par la façon de pondre des femelles :

— si les œufs sont pondus le même jour par plusieurs femelles et à une date telle qu'ils éclosent avant ou en même temps que les œufs d'*Amarante*, tous les poussins de *Combassou* sont élevés normalement, au détriment des poussins d'*Amarante* qui disparaissent, incapables de lutter contre ces poussins mieux armés pour la vie. Contrairement à ce que pensait Friedmann (1963), il est possible que plusieurs œufs pondus par le parasite dans un même nid donnent des jeunes. Ce cas n'est pas fréquent : dans un recensement de 76 nichées parasitées à l'envol (tabl. 36, fig. 14), il a été relevé que sur les 18,4 % de nichées composées uniquement de *Combassou*, 3,9 % comptaient 3 jeunes et 1,3 %, 4 jeunes.

TABLEAU 36
REPARTITION DES NICHEES D'APRES LE NOMBRE DE JEUNES DE *LAGONOSTICTA SENEGALA*
ET D'*HYPOCHERA CHALYBEATA* QU'ELLES CONTIENNENT PEU AVANT L'ENVOI

		L. = Nombre de jeunes de <i>LAGONOSTICTA SENEGALA</i>								
		H. = Nombre de jeunes d' <i>HYPOCHERA CHALYBEATA</i>								
Nombre de nichées contenant :		L	0	1	2	3	4	5	Nombre totaux	
nichées non parasitées		H	0	0	20	61	80	66	5	240
nichées parasitées			1	6	8	8	20	8	2	52
			2	4	4	6	4	2	0	20
			3	3	0	0	0	0	0	3
			4	1	0	0	0	0	0	1
Nombres totaux			14	12	14	24	10	2		76
Pourcentage de nichées contenant :		L	0	1	2	3	4	5	Nombre totaux	
nichées non parasitées		H	0	0	11,7	25,4	33,3	27,5	2,1	100,0
nichées parasitées			1	7,9	10,5	10,5	26,3	10,6	2,6	68,4
			2	5,3	5,3	7,9	5,3	2,6	0	26,4
			3	3,9	0	0	0	0	0	3,9
			4	1,3	0	0	0	0	0	1,3
Nombres totaux			18,4	15,8	18,4	31,6	13,2	2,6		100,0

DISTRIBUTION DES NICHEES A L'ENVOL



— si les pontes multiples de Combassou sont le fait de plusieurs femelles pondant à quelques jours d'intervalle dans le même nid ou celui d'une même femelle dont la ponte s'étale sur plusieurs jours, l'éclosion des œufs sera échelonnée. Elle a lieu pour les premiers œufs pondus, avant ou en même temps que celle des œufs de l'hôte et le plus souvent après cette dernière pour ceux pondus plus tardivement. Les poussins de Combassou nés les premiers ou en même temps ont toutes les chances d'être correctement élevés, tandis que ceux nés ensuite n'en ont plus guère.

D. — DISCUSSION DE QUELQUES-UNS DES PROBLÈMES SOULEVÉS

1) Taille de la ponte en fonction du nombre de jeunes que les parents peuvent nourrir.

S'il est vrai, comme le pense Lack (1954), que la taille de la ponte d'un oiseau est adaptée au nombre maximum de jeunes que les parents peuvent correctement nourrir, le cas offert par l'Amarante parasité par le Combassou présente beaucoup d'intérêt, car les jeunes du parasite ne sont pas élevés à la place des poussins de l'hôte, mais *en supplément*. La production de jeunes est augmentée d'un dixième si on considère le succès à l'envol de l'ensemble des couvées et de davantage encore, presque 1/3, si on envisage seulement le succès des couvées parasitées.

TABLEAU 37

Proportion respectives des Amarantes et Combassous juvéniles dans les nichées à l'envol.

	Ensemble des nichées	Nichées parasitées
Nombre d'Amarantes juvéniles à l'envol	380	137
Nombre de Combassous juvéniles à l'envol	41	41
Combassous/Amarantes	10,7	29,9

La composition des nichées parasitées à l'envol montre aussi que lorsque la taille moyenne de la ponte passe de 3,5 œufs (moyenne générale pour les couvées non parasitées) à 5,3 (moyenne d'œufs pondus dans les couvées contenant 2 œufs du parasite et qui donnent le maximum de jeunes à l'envol), le nombre de poussins à l'envol est augmenté d'une unité. Ceci ne constitue pas une exception, car 75 % des nichées parasitées à l'envol comptent un nombre moyen total de poussins supérieur de 0,7 à celui calculé pour les nichées non parasitées. Ces nichées contenaient au stade œufs 1 ou 2 œufs du parasite si bien que la taille moyenne de ces couvées est de 4,7. Étant donné les meilleurs résultats obtenus à l'envol avec ces couvées, nous serions tentée de les appeler « COUVÉES IDÉALES ».

TABLEAU 38

Variations de la taille moyenne des nichées à l'envol suivant la taille de la couvée.

Taille moyenne	Couvées non parasitées	Couvées parasitées avec		Moyenne pour ces 2 catégories
		1 œuf	2 œufs du parasite	
- des couvées	3,5	4,5	5,3	4,7
- des nichées à l'envol	2,8	3,2	3,9	3,5

Tout porte donc à croire que, dans certaines conditions, les parents *Amarantes* qui seraient soumis à un super-stimulus peuvent nourrir davantage de jeunes qu'ils ne le font habituellement. Déjà, un précédent résultat avait révélé la tendance des parents à nourrir des nichées nombreuses puisque le taux de succès (entre l'éclosion et l'envol) est le plus élevé pour les pontes non parasitées de 4 œufs d'*Amarante*.

Ceci nous amène à soulever le problème important posé par Lack (1954). Pour cet auteur, en effet, la taille de la ponte est adaptée au nombre de jeunes que les parents peuvent correctement nourrir en sorte que les couvées donnent le maximum de survivants dans les mois qui suivent l'envol.

Le poids moyen de ces nichées plus nombreuses n'est-il pas abaissé ? S'il en était ainsi, cela conduirait inévitablement à une mortalité plus importante après le départ du nid. La difficulté de faire des pesées suffisamment précises sur ces oisillons pesant moins de 7 grammes et assez nombreuses pour mettre en évidence une différence significative ne nous permet pas de répondre à cette question, mais il nous a semblé que les jeunes de ces nichées prêts à s'envoler présentaient généralement un état satisfaisant.

Les captures de ces jeunes après le départ du nid n'ont pas été suffisamment nombreuses pour établir une table de mortalité en fonction de la taille des nichées.

Il n'est pas davantage possible de prouver que les parents, en intensifiant leurs activités de nour-

TABLEAU 39

REPARTITION MENSUELLE DES COUVEES ET NICHEES PARASITEESDE LAGONOSTICTA SENEGALA

Mois de ponte	Juil.	Août	Sept.	Oct. Nov.	Déc. Jan.	Fév. Mars	Avril Mai	Totaux
<u>COUVEES</u> ⁽⁺⁾								
Nombre de couvées	3	12	67	87	91	87	27	374
% de couvées parasitées	0,0	0,9	37,3	<u>45,9</u>	40,6	31,0	11,1	35,5
Nombre moyen d'œufs par couvée parasitée								
H. e.	-	-	1,6	2,2	1,4	1,7	-	1,7
L. e.	-	-	3,6	3,9	3,1	3,3	-	3,4
Total	-	-	<u>5,2</u>	<u>6,1</u>	<u>4,5</u>	<u>5,0</u>	-	<u>5,1</u>
<u>NICHEES A L'ENVOI</u> ⁽⁺⁺⁾								
Nombre de nichées	3	17	50	95	70	67	14	316
% de nichées parasitées	0,0	0,0	16,0	<u>34,7</u>	24,2	25,3	7,1	24,0
Nombre moyen de jeunes par nichée parasitée								
H. e.	-	-	1,2	1,6	1,2	0,6	-	1,3
L. e.	-	-	2,2	2,1	1,8	2,2	-	2,1
Total	-	-	<u>3,4</u>	<u>3,7</u>	<u>3,0</u>	<u>2,8</u>	-	<u>3,4</u>

(+) Recensées pendant les saisons 1963/64 et 1964/65 (cf. tabl. 27 et 28).

(++) Recensées pendant plusieurs saisons de reproduction (cf. tabl. 36).

risage, ne se sont pas « usés » prématurément. Plusieurs raisons nous font croire cependant qu'il n'en est généralement pas ainsi :

— tout d'abord, l'accroissement de la taille de la nichée causée par la présence du parasite n'est pas aussi grand qu'on pourrait l'imaginer puisqu'il a été déjà dit que la taille moyenne d'une nichée parasitée ne dépassait pas la taille maximum d'une nichée pure d'Amarante dans 75 % des cas et que dans les autres, une mortalité importante sévissait chez les poussins dès la naissance,

— les besoins alimentaires des poussins n'augmentent pas non plus proportionnellement à leur nombre, car certaines dépenses énergétiques (telle la déperdition de chaleur due à l'absence d'isothermie dans les premiers jours de leur vie) deviennent moins importantes (Royama, 1967),

— enfin, le mode de nourrissage par régurgitation n'oblige pas les parents à multiplier leurs visites au nid (comme c'est le cas des insectivores), mais seulement à emmagasiner dans leur jabot davantage de graines. Ils doivent donc développer une activité plus grande pour les picorer à terre. Or, le pourcentage de nichées parasitées et le nombre moyen de jeunes du parasite à l'envol (tabl.39) passe par un maximum à l'époque de l'année où précisément les graines sont les plus abondantes et par conséquent les plus faciles à trouver. L'effort exigé des parents pour l'élevage du poussin du parasite est alors réduit à son minimum. En effet, ce sont les pontes d'*Hypochoera chalybeata* des mois d'octobre et de novembre qui donnent à elles seules la moitié de la population de jeunes qui s'envolent au cours d'une saison de reproduction. Les pontes d'Amarante en fournissent pendant ces mêmes mois un peu moins du tiers (260 jeunes pour un total de 841, soit 31 %).

Quelles que soient les objections qui puissent être faites sur l'espérance de vie des poussins élevés dans des nichées plus nombreuses ou des parents qui les nourrissent, les pontes normales d'Amarante ne correspondent pas au nombre maximum de jeunes que les parents peuvent nourrir au nid. Pourtant, si celles-ci comptaient en moyenne un œuf de plus, trois nidifications seraient suffisantes pour assurer le renouvellement de la population, au lieu de cinq, comme c'est le cas actuellement. L'espèce pourrait alors bénéficier d'une période de « repos » plus longue, ce qui pourrait entraîner une plus grande longévité.

2) *Lagonosticta senegala*

Dans un précédent chapitre, il a déjà été souligné que la population nidificatrice d'Amarante se caractérise par son extrême jeunesse : au début d'une saison de reproduction, 3 parents sur 4 ont moins d'un an. On sait aussi que chez toutes les espèces aviennes, les jeunes femelles se distinguent des femelles plus âgées par une ponte plus faible et, par conséquent, par une productivité moindre. Ces femelles élèvent-elles moins de jeunes parce qu'elles pondent moins d'œufs ou bien la taille de leur ponte est-elle en relation avec leurs possibilités d'élevage plus restreintes ?

Dans la première hypothèse, la productivité plus faible en poussins tiendrait uniquement à une déficience dans la ponte, laquelle est à son tour responsable d'une carence de l'incubation (puisque une petite ponte est un plus faible stimulus à couvrir). Il serait alors logique de penser que si la cause de cette carence était supprimée (c'est-à-dire si les femelles pondaient plus d'œufs), les parents, quoique jeunes, nourriraient un nombre de poussins équivalent à celui des parents plus âgés. Les espèces parasites s'installeraient alors chez ces espèces qui, naturellement, élèvent moins de jeunes qu'elles ne le pourraient, ce qui laisse une marge pour l'élevage du parasite.

Dans la deuxième hypothèse, la taille de la ponte des jeunes femelles est en relation avec leurs possibilités physiques, la présence des poussins surnuméraires du parasite provoque une fatigue excessive des parents qui se terminerait par une mortalité précoce anormalement élevée, ce qui nécessiterait un renouvellement rapide de la population et expliquerait sa jeunesse.

On a également remarqué qu'après leur indépendance, les jeunes des deux espèces ne partagent plus le même biotope. Celui du parasite englobe une plus large fraction de la savane si bien que *Les deux espèces ne sont plus en compétition directe pour la nourriture, ce qui ne serait pas le cas s'il s'agissait de jeunes de la même espèce.* Il a déjà été suggéré que le système de reproduction de l'Amarante serait peut-être celui qui assurerait l'exploitation la plus rationnelle de son milieu : la succession des cohortes

au cours de l'année éviterait une surpopulation momentanée (qui ne manquerait jamais de se produire si tous les jeunes sortaient du nid à la même date) et un épuisement rapide du milieu. Il y aurait donc eu adaptation, de la part des parents, de la taille de leur ponte à la quantité de jeunes que le milieu peut supporter à un moment donné. *Il y aurait eu multiplication des pontes au détriment du nombre d'œufs par ponte.* Ces parents pourraient donc élever en même temps davantage de jeunes. C'est ce qu'ils feraient quand l'occasion se présente, c'est-à-dire quand le parasite pond dans leur nid. *Ce serait les conditions écologiques qui auraient déterminé la taille actuelle de la ponte de l'Amarante et permis l'établissement du parasitisme dans cette espèce.*

3) *Hypochoera chalybeata*

On peut enfin essayer de dégager quelques traits de la biologie du parasite *Hypochoera chalybeata*. C'est un oiseau des savanes tropicales qui se nourrit exclusivement de graines dès sa naissance ; il ne vit jamais en colonie et ne parasite pas une espèce coloniale. La durée de sa saison de reproduction, adaptée à celle de son hôte, est une des plus longues que l'on connaisse. Le polymorphisme des nids de son hôte l'oblige à trouver des nids de formes variées (en coupe ou en dôme) dans divers endroits, à terre ou en hauteur. Le stimulus déclencheur de la ponte n'est pas constitué par la vue d'un nid vide ou contenant des œufs, mais par la présence d'un oiseau installé pour y couvrir. Sa ponte n'est jamais parfaitement synchronisée avec celle de son hôte, ce qui est pour lui une cause importante d'échecs, malgré un temps d'incubation plus court et une croissance plus rapide de son jeune. Elle peut être multiple dans un même nid, provenant soit de la même femelle, soit de plusieurs. Enfin, le Combassou n'enlève ni les œufs, ni les jeunes de son hôte, mais son jeune est élevé en même temps qu'eux sans prendre leur place. La famille ainsi réalisée est habituellement mixte et se maintient jusqu'à l'indépendance des jeunes. Il semble bien qu'un équilibre entre hôte et parasite (Friedmann, 1960 ; Wynne-Edwards, 1962) se soit établi et que l'hôte ait acquis par voie évolutive des moyens de limiter l'emprise du parasite. La méthode de construction du nid pourrait ainsi, chez *Lagonosticta senegalensis*, contribuer à réduire les chances du parasite, car l'Amarante ne manifeste généralement pas d'agressivité envers le Combassou.

La saison de reproduction de l'hôte déborde légèrement celle du parasite : de juillet à mai pour l'Amarante et d'août à avril pour le Combassou. En effet, la répartition mensuelle des œufs pondus par le parasite pendant une saison de reproduction de l'hôte s'établit ainsi : juillet : 0 ; août : 4 ; septembre : 18 ; octobre/novembre : 36 ; décembre/janvier : 22 ; février/mars : 19 ; avril : 2 ; mai : 0 (pourcentage calculé sur 232 œufs). Par ailleurs, le pourcentage de couvées parasitées et d'œufs du parasite pondus par couvée (tabl. 23) est plus élevé pour les mois d'octobre/novembre, au moment précisément du pic de reproduction de l'Amarante. Par conséquent, contrairement à ce qu'écrivit Payne dans un article trop récent pour figurer dans la bibliographie (Condor, 1973, 80-99), il n'y a pas de synchronisation parfaite des reproductions de la Veuve et de son hôte, tout au moins à Richard-Toll où nous les avons étudiés. Le comportement reproducteur serait donc semblable à celui de *Molothrus ater* (Ictéridés) dans le centre de la Californie, bien que ces deux espèces diffèrent par le nombre de leurs hôtes : un seul pour *Vidua chalybeata* et plusieurs pour *Molothrus ater*. Si on peut penser que le déclenchement de la reproduction du parasite est provoqué par un (ou plusieurs) signal associé à l'activité nidificatrice de l'hôte, il est difficile pour l'instant de trouver le facteur responsable de l'arrêt de la reproduction chez le Combassou.

CHAPITRE IV
DOCUMENTS ÉTHOLOGIQUES
SUR *LAGONOSTICTA SENEGALA*

Les différents schémas moteurs du comportement de l'Amarante ont été jusqu'ici décrits sur des animaux de volière en Europe (Harrison, 1956; Kunkel, 1959; Nicolai, 1964). A la différence de ces travaux, nos observations ont habituellement porté sur des oiseaux vivant dans leur habitat naturel, et quand celles-ci avaient lieu en volière, c'était bien entendu encore sous climat tropical.

A. — ACTIVITÉS INDIVIDUELLES

1) *Locomotion*

L'observateur, regardant un Amarante, est frappé par les incessants mouvements de sa queue. Au repos et dans les situations calmes, celle-ci est régulièrement levée, puis abaissée en décrivant un léger arc de côté, elle est tenue fermée et ses mouvements demeurent lents et de faible amplitude. Un Amarante en proie à l'excitation causée par un bruit, un danger ... agite sa queue violemment de droite à gauche, l'ouvre plus ou moins complètement, exhibant ainsi les dessins bicolores des caudales, rouges à leur base et noires à leur extrémité qui, dans les autres positions, n'apparaissent pas avec autant d'ostentation. La tête n'est pas davantage immobile : il la tourne en tous sens, en haut, en bas, sur le côté, en même temps qu'il regarde attentivement ce qui se passe autour de lui, l'œil grand ouvert. Il avance par petits sauts en s'arrêtant souvent pour changer chaque fois de direction, même en terrain découvert où pourtant aucun obstacle ne s'opposerait à un déplacement en ligne droite. Il garde toujours une démarche zigzagante. En savane, il ne pénètre jamais à l'intérieur des touffes d'herbes, mais les contourne. Il lui arrive de sauter par-dessus un ou plusieurs congénères, ou même d'effectuer un court vol qui le fait se poser à quelques mètres plus loin. Il se faufile adroitement dans les buissons touffus et se tient aussi volontiers sur les branches dégagées. Toutefois, comme il ne sait ni grimper, ni se tenir en équilibre sur un épi, encore moins la tête en bas, il ne se perche jamais sur une tige ou une branche verticale, se distinguant en cela d'*Estrilda troglodytes*. C'est un oiseau humicole qui n'est dépassé dans cette adaptation que par *Oryzospiza atricollis*, lequel se perche rarement. Ses vols sont toujours effectués à faible hauteur, sur de courtes distances et sont ondulants.

2) *Alimentation*

L'Amarante se nourrit essentiellement de graines uniquement ramassées sur le sol, auxquelles il ajoute quelques fragments de feuilles et très rarement des insectes. L'analyse de quelques jabots d'Amarante prélevés à différentes dates donne un aperçu de sa nourriture (tabl. 40). Pendant la saison

TABLEAU 40

ANALYSE DU CONTENU DE QUELQUES JABOTS DE *LAGONOSTICTA SENEGALA* A RICHARD-TOLL

La détermination des graines a été faite par Monsieur le Professeur BODARD à qui j'exprime mes vifs remerciements.

Date du prélèvement	Age et Sexe du <i>Lagonosticta senegala</i> dans le jabot	Nombre de graines contenues dans le jabot	Identification des graines
28. II. 1961	♂ immature	240	66% grains de riz 9% <i>Dactyloctenium aegyptium</i> 17% Panicées div. : <i>Panicum</i> , <i>Setaria</i> , dont 2 à 3% <i>Panicum longijabatum</i> 3% feuilles 5% divers
4. IV. 1961	* immature ovaire granuleux Mue de la 3 ^e primaire	276	56% brisures de riz 15% <i>Panicum aphanorum</i> 12% <i>Pennisetum asperifolium</i> (fide Berhaut) 5% <i>Panicum subalbidum</i> 3% <i>Echinochloa colona</i> 2% <i>Pennisetum violaceum</i> traces <i>Sporobolus coromandelianus</i> 6% débris plumes
5. IV. 1961	♀ immature	344	2% <i>Dactyloctenium aegyptium</i> 7% <i>Chloris pilosa</i> 40% <i>Digitaria velutina</i> 41% <i>Echinochloa colona</i> + <i>Sporobolus coromandelianus</i>
VI. 1961	♀ immature	145	82% <i>Echinochloa colona</i> 7% <i>Digitaria velutina</i> 11% <i>Chloris pilosa</i>
VI. 1961	♀	451	29% <i>Panicum subalbidum</i> 31% <i>Digitaria velutina</i> 31% <i>Cyperacées</i> 4% <i>Chloris pilosa</i> 2% <i>Dactyloctenium aegyptium</i> + <i>Sporobolus coromandelianus</i> + Débris de feuilles + beaucoup de sable
?	?	182	1% brisures de riz 64% <i>Digitaria velutina</i> 11% <i>Dactyloctenium aegyptium</i> 13% <i>Echinochloa colona</i> 3% <i>Chloris priuri</i> 4% Indéterminés
?	?	167	72% brisures de riz 9% <i>Dactyloctenium aegyptium</i> 10% <i>Panicum subalbidum</i> + <i>Pennisetum asperifolium</i> 5% Débris divers

des pluies, il doit se nourrir de graines fraîches qu'il fait tomber en secouant les épis, à moins qu'il ne trouve par hasard un perchoir qui le mette à bonne hauteur. Il déchire l'extrémité des feuilles en tirant sur elles par petits sauts. Il happe aussi à quelques centimètres du sol les Termites ailés et d'autres minuscules insectes qui volent après une pluie, mais il ne consomme habituellement aucune proie animale. En volière, toutefois, l'équilibre alimentaire semble imparfaitement réalisé avec les mélanges de graines achetées dans le commerce. La reproduction y est favorisée par l'apport de Termites *Trinervitermes* sp.).

Au sol, des groupes serrés d'Amarante d'âges différents se forment et explorent lentement un terrain. A la moindre alerte, les plus âgés s'envolent vers les buissons le plus proche, tandis que les jeunes, récemment sortis du nid, restent habituellement sur place.

3) Boisson

Pour boire, l'Amarante se tient tout près du bord de la flaqué et paraît redouter de s'aventurer au-delà, s'opposant ainsi à beaucoup d'espèces (*Lamprocolius*, *Quelea*). Il absorbe rapidement quelques gorgées et s'éloigne. Dans les jardins, il préfère l'eau fraîchement renouvelée, mais il peut se contenter de gouttelettes déposées par l'arrosage sur les feuilles ou dans de minuscules excavations.

En savane, les Amarantes s'égaillent pendant la saison des pluies à quelques kilomètres des points d'eau permanents et y retournent ensuite.

4) Frottement du bec

Après avoir picoré ou bu, l'Amarante se nettoie le bec en le frottant rapidement de la base au sommet contre un objet dur. Il utilise aussi ce geste dans certaines situations particulièrement stimulantes.

5) Bain

Quand il le peut, l'Amarante se baigne. A cet effet, il choisit une flaqué peu profonde où il entre prudemment jusqu'à ce que ses pieds soient juste recouverts d'eau, puis il penche le corps en avant, plonge le bec et s'asperge en remuant les ailes. Il se redresse ensuite pour recommencer encore plusieurs fois, puis vole rapidement vers un perchoir où il se sèche. Dans les jardins de Richard-Toll, l'Amarante recherche pour se baigner les flaques fraîchement renouvelées et, si l'eau coule en permanence, les heures les plus chaudes. Le choix de la flaqué dépend essentiellement de sa profondeur, de la présence à proximité d'un arbuste où il puisse se sécher tranquillement et peu de l'ensoleillement. Une flaqué exposée au soleil, même à midi, retient aussi bien l'Amarante qu'une autre placée à l'ombre, pourvu que les autres conditions soient remplies. S'il est dans une cage où la potesse de l'abreuvoir ne lui permet pas de prendre un bain, il effectue tout de même, après s'y être rendu pour boire, les mouvements d'ailes qu'il exécuterait normalement pour se faire sécher.

6) Bains de soleil

L'Amarante prend aussi des bains de soleil. Il expose son dos au soleil, la tête légèrement dressée, les plumes hérissées, le bec entrouvert, la queue largement étalée touchant le perchoir ou le sol, les deux ailes à moitié ouvertes dégageant parfaitement le croupion. Il se livre à cette activité même aux heures les plus chaudes alors qu'habituellement il préfère l'ombre. Quant aux *bains de poussière*, il ne nous a jamais été donné d'en observer.

7) Sommeil

Enfin, le soir, l'Amarante s'installe pour dormir. Il choisit un buisson à feuillage épais constituant une protection contre les incursions des prédateurs nocturnes. Un nid ne lui sert jamais de refuge pour la nuit ; c'est seulement pendant la couvaison et pendant les premiers jours de l'élevage des jeunes que la femelle y dormira.

La recherche d'un endroit pour passer la nuit commence bien avant le coucher du soleil et offre

l'occasion d'un grand déploiement d'activités. L'Amarante picore avec hâte des graines à terre, puis monte dans un buisson d'où il redescend peu après, reprend d'autres graines, va quelquefois boire, puis vole vers un autres buisson dont il explore les branches jusqu'à ce qu'il ait trouvé une place. Il doit alors se défendre contre de nouveaux venus, car chacun est évidemment à la recherche d'un endroit pour dormir. Tous ces va-et-vient s'accompagnent de multiples cris : *cris de contact*, *cris d'alarme* ou *cris de bataille*.

À la lumière de l'hypothèse de Wynne-Edwards (1962), ces activités seraient peut-être chargées d'une *fonction épiddictique*.

Les Amarantes montent les uns après les autres dans les arbustes. Ce sont en général les jeunes venant de quitter leur nid et leurs parents qui sont déjà en place une heure avant la tombée de la nuit ; d'autres s'attardent à terre en activité alimentaire jusqu'à ce que l'obscurité soit presque complète : il s'agit le plus souvent de mâles couveurs qui, ayant dû attendre la relève de la femelle pour laisser le nid, n'ont plus guère de temps pour trouver leur nourriture. Le lendemain, au soleil levant, tous les Amarantes descendent rapidement de leurs perchoirs et commencent aussitôt à rechercher quelques graines.

L'Amarante ne manifeste aucune fidélité à un point donné ; il n'a pas de perchoir attiré pour chanter ou faire sa toilette. Dans le jardin de la Station, d'une superficie voisine d'un quart d'hectare, il nous a toujours été impossible de suivre des individus marqués plusieurs semaines de suite.

B. — COMPORTEMENT INTERINDIVIDUELS

1) Distance interindividuelle

C'est la distance minimum qui sépare deux oiseaux de même espèce au moment où l'un vient se poser à côté de l'autre sur un perchoir horizontal sans provoquer de réaction agressive de sa part. *Une fois ensemble*, ils peuvent encore se rapprocher l'un de l'autre jusqu'à une nouvelle distance, plus courte par conséquent que la précédente et nommée *distance après accoutumance* (settle distance, Crook, 1958).

Il arrive néanmoins que cette distance soit encore franchie au point que les oiseaux se trouvent côte à côte : c'est là une caractéristique de beaucoup d'espèces d'Estrildidés et de quelques autres familles. Elle est limitée chez les Amarantes aux oisillons d'une même nichée avant leur indépendance et au couple.

Les oisillons d'une même nichée conservent après l'envol l'habitude acquise au nid de se serrer les uns contre les autres et forment des groupes de deux ou de trois, composés aussi bien d'Amarante que d'Amarante et de Combassou, puisque les jeunes de ces deux espèces n'établissent encore aucune différence entre eux. Ils se placent généralement les uns contre les autres dans le même sens, quoiqu'il leur arrive, surtout quand ils sont trois ensemble, de se mettre tête-bêche.

Les couples sont, eux, exclusifs. Ils ne tolèrent jamais à leurs côtés la présence d'un troisième oiseau. Ils prennent le plus fréquemment cette attitude *au moment de la mue*. On les voit alors, l'un près de l'autre, sans nécessairement se toucher, soit à terre le matin et le soir, soit perchés à l'ombre d'un épais feuillage aux heures les plus chaudes. C'est l'époque pour eux d'une moins grande activité, puisque la nidification a cessé. Ce comportement s'observe tout au long de l'année, mais devient plus rare au moment de la reproduction, il disparaît même complètement pendant l'incubation des œufs, puisque les partenaires couveurs se croisent à l'extérieur du nid sans jamais se toucher.

2) Combats

L'Amarante défend les abords de son nid dès le début de sa construction et pendant toute la nidification. En outre, il manifeste des réactions agressives envers ses congénères et envers les prédateurs.

L'Amarante, qu'il soit à terre ou perché sur une branche, redresse légèrement la tête, étire un peu le cou et dirige son bec fermé vers un congénère qui s'approche trop près de lui. Ce geste est habituellement suffisant pour que l'intrus modifie son chemin, mais s'il s'obstine, il est aussitôt poursuivi, rejoint et « bourré de coups » à la tête, au cou et sur le dos, par l'autre oiseau qui a maintenant la queue ouverte et violemment agitée de mouvements latéraux et verticaux. Bientôt, l'un des deux se retire et le combat cesse. Ces disputes se renouvellent tout au long des journées et demeurent habituellement bénignes, elles peuvent parfois devenir violentes et conduire à la mort d'un combattant.

[L'introduction d'un mâle étranger en plumage juvénile dans une grande volière habitée par un couple déclenchait le premier jour une poursuite acharnée de la part du mâle installé dans la volière : le jeune intrus ne pouvait se poser nulle part sans être immédiatement rejoint par l'autre mâle qui l'en délogeait aussitôt et le poursuivait à travers toute la volière. Cette hostilité s'éteint généralement d'elle-même lorsque la volière est suffisamment grande pour permettre aux deux mâles de s'y tailler chacun un territoire].

Kuikel (1959) a décrit un combat similaire dans une volière où vivait un couple et où fut introduite une femelle : celle-ci fut prise en chasse par le mâle.

Dans un lieu dont il veut s'assurer la « propriété » pour y nidifier, l'Amarante se tient immobile, le plumage de la poitrine et du dos légèrement soulevé, la queue pendante, les ailes dégageant le croupion et le bec pointé en avant. Il tourne constamment la tête, surveillant tout ce qui se passe autour de lui. L'approche d'un nid est interdite à tout intrus de son espèce qui est éventuellement poursuivi jusqu'aux frontières du territoire.

Devant l'attaque d'un prédateur beaucoup plus gros que lui, l'Amarante n'engage pas le combat, mais cherche à s'esquiver et se pose un peu plus loin, multipliant les cris d'alarme, les mouvements de queue, s'essayant nerveusement le bec, faisant une toilette désordonnée, soulevant légèrement l'une ou l'autre aile repliée.

3) Réflexe d'immobilisation

Il a été observé une fois dans les conditions que voici :

[Dans une hutte africaine, un couple d'Amarante cherchait, le 20 mars 1964, à établir son nid dans un rouleau de nattes. Au moment où il redescendait à terre pour picorer quelques graines, entre une Combassou femelle qui s'installa sur le rebord d'une fenêtre, juste à proximité des nattes. Tandis que le mâle poursuivait son activité, la femelle s'arrêta aussitôt de manger et alla se cacher dans un coin obscur, derrière un mortier à mil et se figea : invisible, grâce à la couleur de son plumage, elle était absolument immobile et le demeura pendant les dix minutes qui suivirent. Elle était appuyée sur le flanc gauche, les pattes fléchies, la queue à moitié relevée, la tête légèrement dressée en même temps que tournée du biais si bien qu'elle regardait d'un seul œil, le bec dirigé obliquement vers le sol].

Ce réflexe d'immobilisation avait été rarement observé jusqu'ici chez les Estrildidés. Moynihan et Hall (1954) l'avaient décrit pour *Lonchura punctulata*, mais n'avaient pu découvrir le stimulus responsable de cette réaction, car elle semblait indiquer la présence d'un prédateur, cause improbable puisque les *Lonchura* se trouvaient dans des volières isolées du monde extérieur. Il est alors tout à fait remarquable que le Combassou puisse être parfois considéré de cette façon par l'Amarante, d'autant plus qu'il ne lui témoigne habituellement aucune hostilité. Sans doute, la femelle, qui assistait au début de la construction de son nid, se trouvait-elle dans un état de grande excitation. On peut admettre que la parfaite immobilité de la femelle détourne le parasite de la recherche du nid. Cette observation montre de quelle complexité sont les relations entre un hôte et son parasite.

4) Toilette mutuelle

Pour ce comportement, un des oiseaux s'approche très près de l'autre, souvent le bec pointé en avant comme pour lui donner un coup de bec, mais l'autre lui répond en dressant les plumes de la

tête, et alors commence un long cérémonial au cours duquel le patient, les yeux habituellement fermés, se laisse lissier les plumes de la tête, celles du cou, de la poitrine et parfois même les caudales. Au cours des fréquentes interruptions provoquées par la poursuite d'un autre *Amarante* qui s'approche, l'oiseau toiletté garde la même position si l'attente n'est pas trop longue ; sinon, il reprend sa toilette personnelle pour l'arrêter immédiatement dès que le toilettant revient. Tant que dure cette toilette, il change continuellement d'attitude, dressant le cou, tournant la tête de droite à gauche et présente au partenaire les divers endroits à lissier. Généralement, le toilettant finit par quitter son poste et il s'installe un peu plus loin où il est bientôt rejoint. C'est alors lui qui reçoit les soins de son partenaire.

En volière, il est possible de voir un troisième *Amarante*, mâle ou femelle, s'approcher d'un couple qui se livre à cette activité et s'y adonner lui-même sans provoquer de réaction de la part du toilettant, mais il semble bien que ceci soit dû à un relâchement de vigilance, car dès que ce dernier s'en aperçoit, il s'arrête aussitôt pour prendre l'intrus en chasse.

On ne peut pas limiter cette toilette mutuelle aux seules plumes qu'un oiseau ne peut atteindre lui-même. A la suite de beaucoup d'autres auteurs, nous avons observé que, chez l'*Amarante*, les plumes lissées ne sont pas seulement celles de la tête et du cou. Sparks (1964) a d'ailleurs récemment montré qu'un Estrildidé asiatique, *Amandava amandava*, dont la tête avait été saupoudrée de farine, n'avait pas reçu de son partenaire une meilleure toilette mutuelle qu'à l'ordinaire.

Comme la toilette mutuelle a lieu pendant la mue, mais aussi pendant la reproduction, on peut penser qu'elle contribuerait à la solidité du lien du couple. Trois observations qui se complètent viennent à l'appui de cette interprétation.

[Au mois d'août, quand les *Amarantes* qui n'ont pas encore commencé à nidifier, sont toujours groupés en couples, nous avons vu, une fois, un mâle en parfait plumage adulte, faire la toilette de sa femelle, puis s'en éloigner pour prendre une plume à terre et revenir près d'elle pour exécuter la parade de la plume, qui était certainement dans ces conditions une parade sexuelle, préalable à l'accouplement.

Une autre fois, une femelle qui venait de constater la disparition de ses jeunes du nid où elle venait les nourrir, se rapprocha peu après de son mâle (qui était comme elle reconnaissable à sa bague de couleur), lui fit une longue toilette de la tête, du cou et de la poitrine, puis tourna deux fois autour de lui avant de s'envoler avec lui.

Enfin, en volière cette fois, un jeune mâle, ayant seulement quelques plumes rouges à la gorge, cherchait à former un couple avec une femelle. Il s'en approcha à la façon d'un Estrildidé en excitation sexuelle, la démarche oblique, les plumes plaquées sur le corps. La femelle, au lieu de se sauver ou de le menacer du bec, dressa les plumes de la tête, puis, quand il fut à côté d'elle, il lui lissa les plumes de la tête, celles du cou, du dos et même les caudales, il sautait par-dessus elle lorsqu'il changeait de côté, enfin, une fois, il posa les pieds sur son dos, déclenchant les vibrations de la queue qui précèdent habituellement un accouplement.]

Ces observations sont en accord avec celles faites sur d'autres Estrildidés australiens et une espèce africaine, *Amadina fasciata* (Immelmann, 1962) où la toilette mutuelle a lieu aussi au moment de la formation des couples et des accouplements. Kunkel (1966) avance la même interprétation.

5) Emissions sonores

a) Cris simples

Au cours de ses activités, l'*Amarante* émet un certain nombre de cris. Les uns sont communs aux deux sexes : ce sont les cris de cohésion, d'alarme ou d'excitation, de bataille, de détresse, le cri au nid et le chant solitaire, tandis que le chant sexuel est réservé au seul mâle.

Le cri de cohésion est formé chez l'*Amarante* d'une seule note répétée à la suite un certain nombre de fois. On pourrait le décrire comme un « uit ». Il est agréable à entendre bien qu'aigu et présente de nombreuses modulations. L'*Amarante* l'émet fréquemment quand il vaque à ses occupations habituelles surtout s'il est à terre en train de picorer ou bien s'il vole d'un point à un autre. Il ouvre à peine le bec quand il le lance, mais les mouvements de la gorge sont nettement visibles. Ce cri sert à maintenir les *Amarantes* en contact les uns avec les autres.

Le cri d'alarme ou d'excitation est constitué d'une seule note grave et abrupte, un « clic », répétée aussi un certain nombre de fois sans cependant ressembler à une série de cris de contact. L'Amarante l'émet quand il se trouve en proie à diverses émotions, soit qu'un ennemi franchisse les limites du territoire de son nid, soit qu'il vienne relayer son partenaire qui couve, soit qu'il se trouve en danger. La durée de la pause qui sépare l'émission de deux cris dépend naturellement de l'état d'excitation de l'oiseau, mais elle est en règle générale constante.

Le cri de bataille est court, aigu, de faible portée et distinct, semble-t-il, du cri de cohésion.

Le cri de détresse, portant au contraire loin, est plaintif, long et aigu ; il est entendu de parents constamment que leurs jeunes ont disparu du nid depuis leur dernière visite.

Le cri au nid est un son extrêmement doux, audible seulement à proximité du lieu où il est émis et répété un certain nombre de fois, ce qui le fait ressembler à un chuchotement. Jusqu'ici, il était connu du seul mâle qui cherchait ainsi à attirer l'attention de sa femelle sur un endroit qu'il jugeait convenable pour un nid ou sur un nid en cours de construction. L'observation d'un couple élevé dans une petite cage placée dans notre bureau nous permit d'entendre également ce cri de la part de la femelle quand elle était installée dans une ébauche de nid et cachée aux yeux de son mâle resté à l'extérieur. Lui-même répétait à ces moments la parade incomplète de la plume et le chant solitaire. Il apparaît donc que le mâle et la femelle au moment de la construction d'un nid disposent de plusieurs moyens de se communiquer les informations sur leurs activités mutuelles.

b) Chants

Le genre *Lagonosticta* est le seul des Estrildidés à posséder deux chants distincts (Harrison, 1956 ; Hall, 1962 et Nicolai, 1964).

Le chant solitaire (Nicolai, 1964) est mélodieux, flûté, relativement simple, il est constitué par la répétition d'une strophe introduite par une note du cri d'excitation et comprend deux à six syllabes identiques se succédant au même rythme et sur la même tonalité sauf à la fin où celle-ci monte légèrement si bien que l'ensemble de la phrase a un tour interrogatif. On le reconnaît aisément, quoique le nombre de syllabes émises varie d'un oiseau à l'autre. Ces différences individuelles signalées d'un oiseau à l'autre pourraient, peut-être, servir à l'identification des individus entre eux, comme cela a déjà été suggéré pour d'autres espèces (Marler et Hamilton, 1967). Chaque strophe dure 1,1 à 1,2 secondes. Ce chant bien connu chez le mâle est juste signalé pour la femelle (Kunkel, 1959), alors que nous l'avons fréquemment entendu en volière, et quelquefois, dans la nature.

[Une Amarante femelle élevée dans une petite cage installé dans notre bureau ne manquait jamais de faire entendre ce chant, en particulier au début de la matinée, tant qu'elle fut seule. Du jour où nous introduisîmes dans cette pièce une autre petite cage contenant un mâle et malgré la distance d'environ un mètre qui séparait les deux cages, ce chant s'arrêta pour ne plus jamais reprendre. Elle ne le fit pas davantage entendre quand elle se trouva cette fois avec un mâle dans la même cage où un nid fut construit et une ponte déposée.]

Dans la nature, le mâle qui chante accomplit généralement la parade incomplète de la plume ou bien, tenant parfois un brin de paille ou une plume dans le bec, se poste dans un endroit dégagé ou sur une branche d'arbre, les pattes repliées sous le ventre, la queue ouverte et pendante, la poitrine bombée, remuant la tête du haut en bas, et de bas en haut et parfois légèrement sur le côté. Il tourne lentement sur place, tout en continuant de chanter.

[Toutes les fois qu'un mâle en liberté chantait près du bureau où vivait, captif dans une cage, une Amarante femelle, celle-ci paraissait s'y intéresser et se tournait dans la direction du chant bien qu'elle ne pût voir son auteur.]

Chez les genres africains, *Estrilda*, *Lagonosticta* et *Uraeginthus*, ce chant est inhibé en volière par la présence d'un congénère, d'un conjoint ou d'un oiseau d'une espèce voisine et, au contraire, provoqué par la séparation visuelle de celui-ci.

[En volière, un Amarante mâle se met à chanter à la mort de la femelle avec laquelle il vivait et continuera tant qu'elle ne sera pas remplacée ; il chante de même pendant tout le temps que dure la visite d'un nid par la femelle qui, de ce fait, lui est invisible. Nous n'avons pas entendu la femelle chanter de cette façon quand le mâle se trouvait dans le nid.]

Ce chant a son homologue chez les espèces australiennes ; appelé par Immelmann (dans Harrison et al., 1962) « Ungerichtetesang », il présente des caractères différents. En volière, en effet, il n'est pas inhibé par la présence d'un congénère ou d'un conjoint ou d'un oiseau d'espèce voisine, mais au contraire stimulé si bien que sa fonction serait d'aider les oiseaux à se regrouper.

Enfin, une étape intermédiaire de cette évolution serait représentée dans la tribu des Amadinés où ce chant n'est pas complètement inhibé par la présence d'un conjoint, d'un oiseau d'une même espèce ou d'une espèce différente (Wolters, dans Harrison, 1962).

Le chant de la parade sexuelle accompagne la parade sexuelle de la plume. Il est extrêmement doux, difficilement audible à plus d'un mètre et de structure simple et stéréotypé : il ressemble à un cliquement que le mâle fait entendre à la fin de la *parade de la plume* devant sa femelle ou bien en absence de celle-ci quand il est seul et qu'il esquisse un début de salutation (*parade incomplète de la plume*) (Nicolai, 1964.)

Son interprétation est délicate car ses propriétés acoustiques l'opposent au chant des autres Passereaux émis dans les mêmes conditions. Autant l'un est bruyant et audible à grande distance, autant l'autre est discret et porte mal. Il y aurait tout lieu de penser que leur origine est différente, d'autant plus que chez les Estrilidés, il est également entendu en dehors de la période de reproduction. Or, la définition du chant donnée par Andrew (1961) précise qu'il est émis par un oiseau en état de se reproduire. Certes, Immelmann (1962) a cherché à l'adapter au cas des Estrilidés en pensant que ce chant n'était pas sous contrôle hormonal ou bien que les sécrétions des glandes sexuelles n'étaient jamais complètement arrêtées. Hall (1962) après avoir rejeté ces explications, s'est tournée vers la définition du chant donnée par Thorpe (1962) qui ne tient plus compte de sa fonction, mais de ses propriétés physiques. Il est alors possible, à partir de celles-ci, de considérer que les deux chants n'ont pas une origine différente, mais ont évolué de façon divergente. Du fait que le chant de la plupart des Passereaux est un chant territorial avec lequel un mâle cherche à s'attirer des femelles et à repousser des mâles rivaux, il a dû nécessairement devenir un chant qui porte loin et développer les propriétés acoustiques qui lui permettent de remplir cette fonction. Au contraire, chez les Estrilidés, rien de tel n'est nécessaire, puisque le mâle le fait entendre à la fin de la *parade de la plume*, quand il se trouve tout à côté de sa femelle. Son chant garde alors la propriété d'être stéréotypé, comme celui des autres Passereaux, mais il est devenu doux et sans tonalité. Il est remarquable, à ce sujet, que l'on retrouve ces derniers caractères dans le chant mineur (« subsong ») des Passereaux qui, lui non plus, n'a pas besoin de porter loin.

6) *Parade de la plume*

La *parade de la plume* est connue depuis longtemps, puisque dès 1790, Vieillot la décrivait. Chez l'Amarante, elle est exécutée par le mâle depuis son indépendance jusqu'à sa mort. Son rôle est important, aussi bien dans sa forme complète que sous son aspect atténué.

a) *Parade typique de la plume* : le mâle d'Amarante ramasse à terre une plume ou un brin de paille, puis, après plusieurs essais, il en met l'extrémité bien en place dans le bec et en même temps, il redresse la tête, bombe la poitrine, en gonfle le plumage si bien que les punctuations latérales apparaissent nettement. A un autre Amarante portant un plumage de femelle, il se présente de biais et dirige vers lui la queue, maintenant ouverte, qui forme alors un angle accusé avec son corps ; puis, il exécute plusieurs fois de suite des mouvements de flexion des jambes qui ont pour effet d'abaisser et de relever alternativement le corps. L'objet tenu dans le bec est lui-même entraîné dans ce déplacement vertical qui acquiert de ce fait une plus grande importance et fonctionne sans doute comme un signal, car il est visible de loin. Enfin, le mâle s'incline profondément devant l'oiseau demeuré immobile pendant tout ce temps, en tournant la tête vers lui pour lui présenter à la hauteur de sa poitrine l'objet qu'il tient dans le bec.

b) *Parade incomplète de la plume* : elle dérive de celle-ci et se présente sous une forme beaucoup plus simple : le mâle, ne tenant plus rien dans le bec, exécute un début de salutation jusqu'à ce que le cou étiré au maximum soit à l'horizontale et le bec tourné vers le bas.

Suivant les circonstances variées où elle est employée, cette parade est qualifiée de *parade précopulatoire* (Mating Courtship ou Paarungsbalz, de Kunkel, 1959) ou de *parade solitaire* (General Display ou Schaubalz, de Kunkel, 1959).

Dans une *parade précopulatoire*, c'est la femelle qui est invitée à venir rejoindre son mâle en le voyant « sauter », une plume dans le bec. Cette parade, qui peut être répétée plusieurs fois de suite prend fin avec la chute de la plume. Alors, suit un accouplement à moins que la femelle s'en aille, pour revenir auprès du mâle. Quoi qu'il en soit, la fin de la salutation n'est pas nécessairement accompagnée du *chant sexuel* et ni sa fréquence ni son intensité ne dépendent de celles de la parade (Kunkel, 1959).

Dans une *parade solitaire*, c'est au contraire le mâle à la recherche d'une partenaire qui s'approche d'un oiseau en plumage femelle, et, suivant son degré d'intérêt, s'arrête devant lui pour parader ou continue son chemin. Ces mouvements s'accompagnent du chant sexuel ou du chant solitaire.

La plume est toujours, pour ces oiseaux, un objet très stimulant : un mâle d'Amarante en plumage adulte cherche souvent à la faire tomber du bec d'un mâle en plumage juvénile pour se l'approprier. Par ailleurs, si dans un arbre où plusieurs oiseaux sont réunis, elle échappe du bec de l'un, elle est aussitôt attrapée par un autre avant même qu'elle ait touché le sol. C'est ainsi qu'elle peut passer d'un Amarante à un Cordon bleu, puis à un autre encore.

Donnée par le seul mâle, la parade de la plume aide sans doute à la reconnaissance des sexes : [En volière, un mâle, qui ressemblait à s'y méprendre à une femelle puisqu'il avait seulement quelques plumes rouges à la tête, s'approcha, en parodant avec une plume, d'un autre oiseau dont le plumage était lui-même identique à celui d'une femelle, à l'exception de quelques plumes rouges au cou. La réaction de ce dernier fut immédiate et brutale : il prit en chasse l'intrus qui perdit sa plume et lui livra une bataille telle qu'on en observe entre mâles rivaux.]

Si divers auteurs, et en dernier lieu Kunkel (1959) et Immelmann (1962), ont insisté sur cette valeur sexuelle, on n'a guère fait mention jusqu'ici du rôle *épideictique* qu'elle pourrait remplir, ni de sa fonction sociale. Cette parade, à laquelle s'essayaient les mâles *dès la sortie du nid*, permet peut-être à une population d'Amarante de se mieux « connaître ». Il nous semble aussi que cette parade a une action excitante sur tous les oiseaux de la même espèce ou d'espèces sympatriques d'Estrildidés. Peut-être même, y aurait-il là une « barrière éthologique » empêchant l'hybridation des formes voisines. Cette parade est en effet connue dans l'ensemble de cette famille où elle peut atteindre, chez les espèces qui l'exécutent sans rien tenir dans le bec, un haut degré de ritualisation. Le fait que, dans les espèces les plus primitives, ce soit le même objet qui serve à la construction du nid renforce aux yeux d'Immelmann (1962) l'hypothèse de Kunkel (1959) qui considère que les mouvements ritualisés des pattes accomplis à ce moment trouveraient leur origine dans ceux exécutés par un oiseau pendant la construction de son nid. Il est, de plus, remarquable qu'elle est toujours faite par l'animal qui construit le nid : chez l'Amarante, par exemple, elle est connue du mâle, à l'exclusion de la femelle qui ne bâtit jamais.

Les descriptions récentes données de cette parade insistent sur le gonflement du plumage de la poitrine dont les plumes ponctuées sont ainsi mises parfaitement en valeur. Sur le poitrail écarlate de l'Amarante, les points blancs se détachent très bien. Ces dessins auraient pour Morris (1953) une énorme importance dans la parade en remplissant le rôle de *signal* qui aiderait les espèces et les individus à se reconnaître entre eux. Bien que cette hypothèse soit séduisante, elle ne rend malheureusement pas compte de tous les faits. Dans un certain nombre de cas, ces ponctuations blanches viennent à manquer. Nous avons déjà dit que des mâles en plumage adulte pouvaient en être totalement dépourvus. Pour les mâles nichant en plumage juvénile, le problème se pose un peu différemment car leur mue est en cours si bien qu'ils portent encore le plumage beige chamois du juvénile, plus ou moins maculé de rouge suivant l'état d'avancement de cette mue. Les dessins blancs, même s'ils ont déjà apparu, n'offrent pas alors le même contraste blanc-rouge que sur un plumage mâle d'adulte.

Il faut donc rechercher un autre signal visuel capable de remplacer les « points blancs », chez les reproducteurs, au moins chez les juvéniles. Nous pensons, pour notre part, que ce sont les dessins qui décorent l'intérieur du bec, et dont le rôle a été jusqu'ici limité à la reconnaissance par les parents de leurs oiseaux lors du nourrissage. Or, nous avons été amenée à faire l'observation suivante

qui nous suggère que c'est également ainsi qu'une femelle parachève la reconnaissance d'un oiseau de son espèce.

[Nous avons eu la chance de pouvoir observer cette parade dans la nature *par le dessus* : en effet, l'Amarante mâle se tenait devant nous sur une branche à cinquante centimètres du sol. Après avoir « sauté » sur place plusieurs fois avec une plume dans le bec, il lui rejoint par une femelle perchée non loin et, peu après, il lui fit la révérence finale en lui présentant la plume. Le cou et la tête, tournés du côté de la femelle, étaient dressés dans une position rappelant celle d'un jeune demandant la nourriture à ses parents. Nous fûmes alors frappée par le fait suivant : le bec du mâle qui était entrouvert arrivait à peu près à la hauteur de la poitrine de la femelle si bien que celle-ci pouvait parfaitement voir à l'intérieur les marques foncées du palais, comme nous les vîmes nous-même.]

Cette hypothèse s'appuie sur les variations de ces dessins qui sont aussi nombreuses dans la famille des Estrildidés que celles observées jusqu'ici sur les plumes (Steiner, 1960). Elle rejoint les conclusions de Goodwin (1965) qui attribue aux marques buccales d'un autre genre d'Estrildidé, *Uraeginthus*, un rôle de signal visuel dans les parades et la « mandibulation ».

Il reste à savoir si ces différences ne jouent plus aucun rôle ou si, au contraire, elles ne faciliteraient pas la reconnaissance individuelle, d'autant plus importante pour cette espèce que les couples sont formés pour la vie.

Des observations et des expériences récentes faites sur d'autres espèces et, en dernier lieu sur les espèces sympatriques de Goélands des régions arctiques (N. G. Smith, 1967), ont mis en évidence l'importance de détails insignifiants pour la reconnaissance des mâles par les femelles. Chez ces Goélands, par exemple, les légères variations de taille en même temps que les faibles changements de coloration des extrémités des ailes, ou de l'œil et de son anneau coloré perorbital sont suffisants pour éviter les hybridations. P. Scott et ses collaborateurs (comm. pers.) ont, de leur côté, montré que, chez les Cygnes Sauvages, les couples s'identifient grâce aux variations de l'extension des plaques jaunes et noires du bec et au port du cou.

Cette reconnaissance individuelle chez l'Amarante est très vraisemblable, car il a été prouvé, en volière, que chez d'autres espèces appartenant à la même famille, du genre *Estrilda*, les sujets étaient capables de se reconnaître à l'intérieur de groupes formés par 20 à 40 d'entre eux (Kunkel, 1967).

C. — COMPORTEMENT REPRODUCTEUR

1) Formation et stabilité du couple

Le couple chez l'Amarante se forme loin de tout territoire : le mâle célibataire, et en puissance hormonale, tenant droit devant lui une plume dans le bec, la poitrine bombée, avance lentement vers un groupe d'Amarante picorant à terre. Il s'approche d'abord de l'un d'eux, que ce soit un mâle en plumage juvénile ou d'une femelle, tourne la queue largement ouverte vers lui et commence la *parade de la plume* ; mais le plus souvent, il s'arrête presque aussitôt devant l'indifférence de l'oiseau sollicité qui s'envole. Il continue d'avancer et s'envole vers un arbre où sont déjà perchés d'autres Amarantes. Quand il est parvenu à retenir l'attention d'une femelle, il accomplit devant elle toute la *parade de la plume* en décrivant autour d'elle, du moins s'il est à terre, une ronde qui le rapproche peu à peu de sa partenaire ; puis tous deux s'envolent. A partir de ce moment, les deux oiseaux vivront ensemble si le couple se consolide.

Les Amarantes forment donc leur couple de la même façon que la plupart des autres Estrildidés : le mâle attire la femelle en utilisant des matériaux entrant dans la construction du nid.

Le couple demeure généralement stable : la preuve en fut apportée pendant la saison de reproduction 1964/65 où 362 nids furent recensés. Les couples de 216 d'entre eux (soit 81 % du total des nids trouvés) furent identifiés (tabl. 12, fig. 10). Sur les 42 % des parents capturés plusieurs fois pendant

la saison de reproduction 1964/65, 32 sont stables. Il arrive aussi que *des couples, demeurés stables pendant plusieurs saisons de reproduction, divorcent.*

[Le mâle 42 828 et la femelle 42 837, bagués en même temps, en plumage juvénile en mue, en mars 1961, nichèrent au début de la saison de reproduction 1961/62. Après avoir niché une dernière fois ensemble en septembre 1963, ils se séparèrent. La femelle 42 837 nicha une nouvelle fois de son côté avec le mâle 68 323 tandis que le mâle 42 828 forma un couple avec la femelle 68 318 et se reproduisit avec elle trois fois de suite.]

Ce cas n'est pas unique. Voici un autre exemple :

[Pendant les saisons de reproduction 1959/60 et 1960/61, le couple, formé par le mâle SA 2207 et la femelle SA 2211, fut capturé sur un nid en novembre 1959, en janvier 1960 et en janvier 1961. A la saison de reproduction 1961/62, en octobre 1961, la femelle SA 2211 nichait avec un autre mâle 64 958.]

L'explication à donner de ce comportement est délicate : certes, on peut attribuer la plupart des disparitions d'un des partenaires à son décès puisque la mortalité dans cette espèce a été estimée à 9,5 % par mois. Le survivant devra donc, s'il veut encore nicher, reformer un couple avec un nouveau partenaire, qui sera un adulte veuf lui-même ou bien un jeune sexuellement mûr. Mais le cas de « divorces » suivis de « remariages » pose un problème plus difficile, non encore résolu. On sait seulement que les divorces surviennent aussi bien après la réussite que l'échec d'une précédente ponte. L'état physiologique des conjoints pourrait intervenir : par suite d'un dérèglement dans la synchronisation hormonale du couple, le partenaire prêt pour un nouvel accouplement abandonnerait son partenaire non réceptif et rechercherait un autre partenaire.

Immelmann (1962), à la suite de plusieurs autres auteurs (Moynihan et Hall, 1954 ; Kunke, 1959, etc.), pensait que le couple dans la famille des Estrildidés était stable, mais n'avait pu en fournir la preuve.

2) Nidification

a) Situation du nid

Dans la région de Richard-Toll, l'Amarante niche dans les sites naturels, les jardins et dans les habitations humaines.

Sites naturels et jardins : A terre, l'Amarante utilise les trous, par exemple ceux laissés par les sabots du bétail sur le sol humide ; son nid peut être caché sous un tas de branches mortes ou appuyé à une touffe d'herbes ou de roseaux. *Au-dessus du sol*, il s'installe dans les fourches des haies et des buissons, mais jamais dans les arbres, car il ne construit pas à plus de quatre mètres du sol. Les larges pétioles engageants des feuilles de Bananiers et de Palmiers et les régimes de bananes abrités des rayons du soleil sont devenus, depuis l'introduction de ces plantes, des endroits recherchés.

Nos observations sur les emplacements des nids ne nous permettent pas de mettre en évidence les préférences de l'Amarante, car les nids à terre sont difficiles à trouver.

Constructions humaines : Dans les maisons traditionnelles africaines, l'Amarante loge son nid dans les multiples recoins, et spécialement ceux des toitures en chaume. Il s'est également introduit dans les constructions modernes, en particulier les hangars, les ateliers et les garages où il occupe les angles obscurs des étagères, les tas de ferrailles, les replis des tissus, etc.

Les emplacements de ces nids, malgré leur diversité, présentent plusieurs caractères communs :

— *Robustesse et étendue du support* : A cause de la structure même du nid qui est lâche, les œufs risquent fort de passer à travers le fond si le support est défectueux. Plusieurs fois, nous avons remédié à cette insuffisance en glissant délicatement sous le fond du nid un morceau de papier fort. Non seulement le nid n'était pas abandonné, mais il était souvent réoccupé.

— *Conditions de tranquillité* : Pendant l'incubation, l'Amarante assure la défense de son nid : il en sort dès qu'il voit un congénère s'en approcher trop près et n'y rentre qu'une fois l'intrus éloigné. La présence de l'Homme envers qui il marque toujours de la méfiance paraît lui causer souvent une gêne sérieuse. L'Amarante a une prédilection marquée pour les faites des toitures où il est certainement plus en sécurité, masqué qu'il est par les poutres. Les nids construits dans des ressors, ou un coin tranquille d'atelier, sont souvent réoccupés plusieurs années de suite.

— *Protection contre certains excès climatiques* : Ceux-ci sont sévères sous le climat sahélien de Richard-Toll : les rayons du soleil sont ardents certains mois de l'année. Les températures, fraîches au milieu de l'hiver, deviennent excessives au printemps. L'Amarante recherche les endroits ombragés et, plus spécialement, les habitations aux toits de chaume dotés d'un bon pouvoir isolant. Il est intéressant de noter que le remplacement progressif du chaume par la tôle ondulée a entraîné une désaffection de l'Amarante pour plusieurs quartiers du village africain de Richard-Toll.

— *Défense contre les prédateurs* : Les ennemis de cet oiseau sont nombreux et les plus redoutables sont certainement les Genettes, les Chats et l'Homme. L'Amarante dispose de peu de moyens pour s'en protéger : il camoufle son nid en utilisant des matériaux trouvés sur place ou bien le cache à l'intérieur d'un buisson ou sous un tas de branchage.

Le fait de nicher indifféremment à terre ou en hauteur est assez rare ; chez les Estrildidés, toutefois, l'Amarante n'est pas le seul à présenter ce comportement. On le rencontre chez *Lonchura cucullata* (Chapin, 1954), *Poephila personata* et *Zonaegehinthus guttatus* (Immelmann, 1962).

b) Choix de l'emplacement du nid

Aussitôt après sa formation, un couple d'Amarante s'intéresse aux endroits où il pourrait nicher :

[Dans les jardins de Richard-Toll, par exemple, les couples en plumage juvénile furetaient dans les haies de *Prosopis*, s'attardant dans les fourches qui paraissaient les plus propices à recevoir un nid, y apportaient parfois quelques matériaux plusieurs jours de suite, puis abandonnaient l'ébauche pour continuer ailleurs leur exploration. Aux heures les plus chaudes, ils visitaient les Palmiers ornementaux dont le fût est couvert de redents laissés par l'élagage des feuilles. La base de ces énormes pétioles est abondamment garnie d'un feutrage de fibres brunes qui sont d'ailleurs recherchées par d'autres espèces pour construire leur nid. Dans les cavités ainsi formées s'installaient de jeunes mâles : ils en interdisaient l'accès à leurs congénères, les façonnaient en repoussant les fibres sur le haut et les côtés avec le bec et s'y couchaient parfois comme s'ils couchaient. Dans ce cas, il n'y avait pas apport de matériaux, mais seulement mise en place de ceux déjà existants.]

L'emplacement d'un nid est recherché par le mâle, habituellement en présence de la femelle. Celle-ci reste au alentours jusqu'au moment où elle entend le cri du nid que lui lance le mâle. Après être demeurée quelques instants à côté de lui, elle s'en va. Le mâle reprend ses recherches jusqu'à ce qu'il l'appelle de nouveau à partir d'un autre emplacement.

[Dans le jardin de la Station, au pied d'une haie de *Prosopis*, un mâle se pose, bientôt rejoint par sa femelle. Le mâle commença sa prospection, se faufilant entre les branches, lançant continuellement son cri de contact. Pendant ce temps, la femelle lissait ses plumes ou bien circulait dans la haie où elle prenait en chasse tout oiseau qu'elle rencontrait. Soudain, entendant le cri du nid que venait de lui adresser le mâle, elle partit le rejoindre dans une fourche où il était installé et demeura quelques instants à côté de lui. Puis elle le quitta. Le mâle reprit de nouveau ses recherches, et l'appella encore. Quand ce manège se fut répété un certain nombre de fois, le mâle redescendit à terre, y picora quelques graines, puis s'envola suivi de sa femelle.]

Ailleurs, un mâle demeurait longtemps à l'intérieur d'un nichoir qu'il visitait soigneusement ; sa femelle qui se tenait dans la haie voisine s'y rendait aux appels du mâle.

On ne peut cependant pas écarter complètement une reconnaissance préalable du site par le mâle seul, comme pourraient le suggérer les observations suivantes :

[— Le 28 février 1962, dans un hangar, un mâle non bagué, en plumage adulte, s'installa dans un enchevêtrement de câbles électriques et en interdit l'approche à tout autre congénère, en particulier à un couple qui nourrissait ses jeunes dans un nid voisin. Il y passa seul l'après-midi et une partie de la matinée suivante au cours de laquelle la femelle vint le rejoindre quelques instants.]

— En février 1966, les premiers jours qui suivirent l'introduction d'un couple d'Amarante dans une grande volière à Richard-Toll, seul le mâle prêta attention aux nichoirs qui y étaient installés ; il en visita un avec un soin particulier, sans, pour autant, être accompagné de sa femelle.]

Ces visites préliminaires se font toujours à la même heure pour un endroit donné : ainsi, une haie de *Prosopis*, proche de notre bureau, était ordinairement visitée le matin par des couples entre 8 heures et 9 heures 30.

Dans le choix d'un emplacement de nid, l'Amarante montre souvent de la fidélité au lieu où il est né, ou à celui où il a vécu les premiers mois ou encore à celui où il a déjà niché :

[La ♀ SA 2245 nicha en novembre 1960, la même où elle était née la saison précédente, en janvier 1960, dans une collection de panicules de riz, à la Station d'Agriculture de Richard-Toll.

Le ♂ 68 270, né en septembre 1963 dans un magasin de la Station d'Agriculture, construit son nid à quelques centaines de mètres de là, au village de pêcheurs, en janvier 1965.

Le couple, ♂ 42 828 et ♀ 42 837, fut bagué en plumage juvénile dans une cour de la Station d'Agriculture en juin 1961. Au début de la saison de reproduction 1961/62, en octobre, il construit son nid dans un hangar tout proche de cette cour ; puis nous le perdîmes de vue pendant deux ans. A la saison de reproduction 1963/64, en septembre, il bâtit son nid dans un garage proche de ce hangar, puis divorça. La femelle garda ce nid pour une nouvelle nidification tandis que le mâle retournait dans le hangar où il construisit d'abord un nid qui servit à une nichée, puis occupa, pour deux autres nichées, le nid qu'il avait construit en octobre 1961 !...]

Quand il choisit un emplacement de nid, l'Amarante reconnaît, entre différents chemins, celui, toujours le même, qu'il suivra pendant la durée de la nidification. Un emplacement situé au faite d'une toiture ou dans un endroit quelque peu éloigné d'un porchoir, lui cause au début un certain gêne, car il lui faut adopter un vol ascensionnel presque vertical qu'il doit répéter un certain nombre de fois avant d'être capable d'atteindre sans hésitation l'entrée de son nid.

Avant de s'établir dans un lieu, l'Amarante doit se mesurer à ceux qui occupent déjà les alentours, à moins qu'il n'oblige les occupants préalablement installés à modifier quelque peu leur parcours d'accès :

[Dans une maison traditionnelle africaine, au faite d'une toiture en chaume, un nid contenait 4 œufs proches de l'éclosion que couvaient des parents bagués en couleur. Le 16 mars 1961, une agitation anormale régnait dans cette demeure car un nouveau couple d'Amarante, non bagué celui-là, l'inspectait à la recherche d'un emplacement de nid ; il se heurta plusieurs fois au premier couple. A 13 heures 22, le mâle bagué vint relayer la femelle qui couvait prit en chasse le couple avant d'entrer dans le nid. Ce couple se retira quelques instants dans un coin, mais recommença bientôt son inspection. A 14 heures, la femelle baguée fut chassée par le mâle non bagué de la hutte où elle venait de pénétrer, mais elle y entra par une autre issue et vola directement à son nid d'où sortit le mâle qui, à son tour, s'attaqua au couple et le fit sortir de la maison avant de la quitter lui-même. En dépit de ces batailles, le couple non bagué, obstiné, y revint à 14 heures 30 pour y passer une partie de l'après-midi sans reprendre toutefois ses recherches. A 15 heures 40, le mâle bagué, venu relayer la femelle, fut encore une fois expulsé de la hutte par ce couple, mais il y rentra de nouveau par l'issue empruntée précédemment par la femelle baguée et put ainsi assurer la relève. Le nid rival ne fut jamais construit.]

Dans le hangar de la Station de l'Agriculture, le 28 février 1962, une femelle baguée qui nourrissait ses jeunes dut modifier quelque peu son parcours devant les attaques d'un mâle adulte qui s'installa à proximité du nid de celle-ci, à un emplacement favorable à la construction d'un nid et qu'il défendit sans désespérer pendant tout l'après-midi. Ce deuxième nid ne fut pas non plus construit.

Chez l'Amarante, le territoire est de dimensions réduites, car il est limité au nid et à ses abords immédiats. Il n'en joue pas moins un rôle certain dans la répartition des nids, en empêchant deux mâles de construire simultanément dans un espace trop restreint. Dans les maisons traditionnelles africaines d'une surface de quelques mètres carrés, il est rare de trouver plus d'un nid à la fois au même stade.

Les Estrildidés australiens, selon Immelmann (1962), choisissent l'emplacement de leur nid à la façon de l'Amarante ; cependant, ce dernier présente davantage d'affinités avec *Zonaeeginthus oculatus*, *Neochmia phaeton*, *Lonchura castaneothorax* et *Chloebia gouldiae*, chez lesquels le mâle, après avoir prospecté les lieux, s'arrête à l'un d'eux d'où il appelle sa femelle qui va le rejoindre. L'Amarante se rapproche davantage encore de *Chloebia gouldiae* chez lequel les deux oiseaux du couple, une fois réunis, demeurent quelques minutes ensemble avant de se séparer de nouveau.

c) *Formes du Nid* :

L'Amaraute construit différentes sortes de nids que nous diviserons en trois types : le nid en forme de coupe, le nid fermé, le troisième type est intermédiaire entre les deux premiers. Ce comportement se rencontre rarement chez les oiseaux et mérite donc d'être souligné et discuté (tabl. 41).

TABLEAU 41
DIMENSIONS DE QUELQUES NIDS DE LAGONOSTICTA SENEGALA
TROUVES DANS LES MAISONS TRADITIONNELLES AFRICAINES

N° du nid	Formes du nid	Longueur x Largeur	Hauteur du nid		Seuil	Entrée (nid fermé)	Diamètre intérieur de la coupe
			min.	max.			
1	Coupe	18 x 10	3	5	-	-	8
2	"	9 x 12	4	6	-	-	6
3	"	14 x 14	?	?	-	-	6
4	"	19 x 15	3	8	-	-	6
5	"	22 x 14	4	4	-	-	10 x 4
"Intermédiaire"							
6	esquisse de toit	12 x 13	2	?	-	-	6
7	esquisse de toit	24 x 24	6	10	-	-	6 x 8
8	et côtés fermés	14 x 14	3	8	-	-	6
9	et côtés fermés	10 x 14	2	6	-	-	6,5
Fermé							
10	sans seuil	8 x 9	-	15	-	4 x 5	7,5
11	sans seuil	10 x 11	-	9,5	-	3	6
12	avec seuil	9,5 x 12	-	8	6	2,6 x 2,9	6

N. B. - Toutes les dimensions sont données en centimètres.

Nid en coupe : Tous ces nids ont un diamètre intérieur de la coupe voisin de 6 cm, mais ils diffèrent par leur forme extérieure, par l'épaisseur des parois et par le soubassement ; celui-ci est toujours plus large que la coupe elle-même et sa hauteur varie de quelques millimètres à 9 centimètres.

Ces nids s'observent aussi bien à terre dans la savane (par exemple dans l'empreinte laissée par le sabot d'une vache si elle est recouverte de quelques branchages) que dans les habitations humaines (toits des maisons traditionnelles) et dans différents lieux parfois très inattendus : recoins d'étagères, tableaux de bord de vieilles voitures, etc... Ce type de nid est le plus fréquent dans les villages africains.

Nid fermé : Il est en forme de boule, précédée ou non d'un tunnel et présente des variations aussi importantes que les nids ouverts, comme en témoignent les observations suivantes faites sur cinq nids :

[Un premier nid, construit dans une haie de *Prosopis* était une boule haute de 13,5 cm ; l'entrée était placée légèrement au-dessus de la coupe, laquelle mesurait intérieurement 3,7 cm ; un deuxième nid était étroitement logé dans un papier d'emballage chiffonné : haut de 5 centimètres, large de 6 centimètres, son entrée avait un diamètre de 3 centimètres. Un troisième nid en haut d'une toiture assez défraîchie, était précédé d'un seuil long de 4 centimètres constitué seulement par quelques brins de paille (dimensions extérieures : 9 x 8 x 8 cm). L'entrée mesurait 3 centimètres environ. Un quatrième nid dans une dépression d'un toit en chaume ressemblait à une outre dont la partie supérieure était rétrécie et ouverte à son extrémité (diamètre : 3 cm) et dont la partie inférieure renflée abritait une coupe (diamètre intérieur : 6 cm — Dimensions extérieures : 12 x 9,5 cm). Un cinquième nid mimait

la forme des rameaux de Kinkéliba (f) serrés en quenouille auprès desquels il était bâti chez un commerçant maure (dimensions extérieures : longueur 12 cm ; hauteur à la partie renflée, 8 cm ; diamètre intérieur de l'entrée : 3 cm.)

En conclusion, un nid fermé de *Lagonosticta senegala* peut prendre la forme allongée du nid de *Zonaeognathus ocellatus*, celle plus piriforme de *Lonchura punctulata* et celle plus ou moins sphérique de *Aidemosyne modesta* (tous trois sont des espèces d'Estrildidés d'Australie, Immelmann, 1962).

Enfin, l'Amarante peut construire un troisième type de nid de forme intermédiaire entre le nid ouvert et le nid fermé où l'on trouve les termes de transition de l'un à l'autre. La coupe est, en effet, surmontée d'une esquisse de toit qui peut être réduite à quelques brins de paille ou bien devenir un véritable porche soutenu par des parois latérales, mais, même dans ce dernier cas, l'entrée demeure large.

Ces nids diffèrent peu des nids en coupe tout en se rapprochant des nids fermés par une plus faible épaisseur de l'assise, compensée par une hauteur habituellement plus grande de l'édifice et par la présence de parois.

Ces trois types de nids rappellent les aspects successifs que prend un nid d'Estrildidés au cours de sa construction, tels que N. E. Collias et E. C. Collias (1964) les ont décrits pour *Lonchura cucullata*. Sur une assise de quelques herbes déposées entre les branches, cet oiseau construit d'abord une coupe et des parois latérales, puis le toit lui-même et enfin, il rétrécit graduellement l'entrée et épaissit les parois.

On pourrait penser que les nids en coupe, d'un type de construction apparemment plus facile, sont l'œuvre des jeunes mâles qui se reproduisent en plumage juvénile, mais cette hypothèse doit être éliminée car les nids que nous avons trouvés construits par eux pouvaient être aussi élaborés que ceux bâtis par des mâles en plumage adulte.

Peu d'oiseaux sont capables de construire des nids de différentes formes. Cependant, en Australie centrale, (Immelmann, 1962), une espèce d'Estrildidé, *Taenopygia castanotis*, construit tantôt un nid fermé, comme c'est la règle générale dans la famille, tantôt un nid dont le toit est incomplet ou même parfois, s'il niche dans une cavité naturelle, un nid ouvert. Ce comportement est connu chez d'autres espèces : *Prinia substriata* (Sylvidés) en Australie et les Pies en Europe construisent des nids ouverts dans les buissons et des nids fermés dans les arbres (Lindsale, 1938). On explique ce comportement par une adaptation de l'oiseau à un emplacement choisi. Cette hypothèse pourrait être étendue au cas de l'Amarante.

L'observation des nids à Richard-Toll dans les situations les plus diverses montre comment les individus modifient les détails de la construction d'un nid selon son emplacement. En voici deux exemples :

[A l'ombre d'une haie de *Prosopis*, nous avons installé un nichoir dont l'entrée était de niveau avec le plancher. Un mâle en plumage juvénile y construisit, dans le fond et tourné vers l'entrée, un nid typique fermé. Il recouvrit également le plancher du nichoir d'un tapis d'herbes sèches, sauf devant son entrée où il réserva une surface nue. Ce nid fut utilisé avec succès puisqu'une nichée y fut menée à bien.

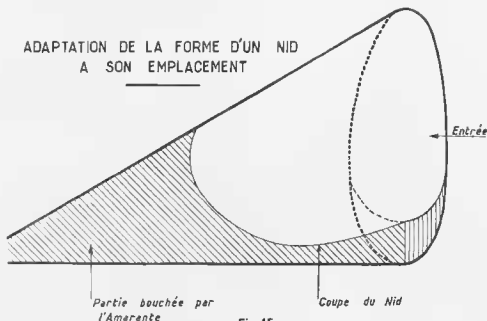
Un filtre d'une cartouche à huile, de forme conique, était posé sur une étagère d'un magasin (fig. 15). Comme la partie proche de son sommet était très exigüe, un Amarante mâle la remplit de matériaux, puis la boucha d'une cloison, créant de cette façon un tronc de cône où il édifia un nid ouvert dans lequel plusieurs nichées furent élevées avec succès.]

L'Amarante adapterait son nid au site choisi. Il construit des nids ouverts dans les cavités de faible hauteur où il est souvent difficile d'introduire la main et dans les chaumes des toitures éclaircies par l'usure ; leur texture lâche est renforcée grâce à l'épais soubassement qui caractérise le nid ouvert.

On a attribué un rôle important au toit du nid dans les régions tropicales. N. E. Collias et E. C. Collias (1964) pensent qu'il assurerait une protection contre les radiations lumineuses ; qu'en zone aride ou en savane, il ferait écran aux rayons du soleil et qu'en zone humide, il abriterait de la pluie et ferait

1. Feuilles séchées de *Combretum micranthum* utilisées en infusion. Les rameaux feuillés sont vendus serrés par des lanières d'écorce en une sorte de quenouille.

obstacle aux prédateurs. Aucune de ces raisons ne peut expliquer pourquoi l'Amarante construit dans tel endroit un nid ouvert plutôt que fermé. En effet, un nid d'Amarante n'est jamais construit au soleil, mais toujours dans un endroit où règne une ombre épaisse, à l'abri, par conséquent, des radiations directes du soleil. La lumière ne paraît pas avoir d'influence sur cet oiseau, car, celui-ci, quoique affectionnant les endroits obscurs, bâtit indifféremment l'un ou l'autre type de nids dans des magasins bien éclairés. L'exemple le plus étonnant que nous ayons rencontré est celui d'un nid en coupe sommairement construit en haut d'une étagère. En dépit de la lumière à laquelle ils étaient exposés, les parents couvèrent normalement et leurs jeunes prirent l'envol.



La protection contre la pluie ne paraît pas mieux assurée dans les nids formés que dans les nids ouverts : l'intérieur y est toujours trempé. Malgré ces mauvaises conditions, les parents, eux-mêmes mouillés, demeurent sur le nid pour couvrir. On doit toutefois rappeler que les pluies surviennent seulement au début de la saison de reproduction et tombent peu de jours. Enfin, la protection contre l'action directe des prédateurs paraît négligeable, car la structure est si lâche qu'aucune Genette n'éprouve la moindre difficulté à démolir d'un coup de pattes un nid pour croquer les poussins. Et il est difficile de déterminer lequel des trois types de nids assure un meilleur camouflage !

d) Matériaux utilisés dans la construction du nid :

Les nids d'Amarante sont faits extérieurement de pailles sèches et doublés intérieurement de plumes. Cependant, les matériaux utilisés diffèrent quelque peu suivant le lieu où ils sont construits.

En plein air, l'essentiel du nid est fait de tiges sèches de Graminées, quelquefois encore munies de leur épi. Dans les fourches des arbustes, les feuilles sont entassées les unes sur les autres pour former une plate-forme au nid proprement dit. Des plumes de Francolin et de Pintado garnissent ordinairement l'intérieur du nid bien qu'exceptionnellement une plume blanche d'Aigrette y ait été trouvée.

A l'intérieur des habitations, l'Amarante adjoint aux tiges de Graminées des menus objets (ficelle, papier, etc...) qu'il trouve à terre dans ces habitations. Les feuilles sèches sont absentes de ces nids.

Dans plusieurs cases de villages ouolofs, furent prélevés des nids qui avaient été construits : 5 pendant la saison de reproduction 1963/64, 5 pendant la saison 1965/66 et 5 pendant la saison 1966/67. Ils furent pesés, démontés brin à brin et leurs éléments comptés. A la lecture du tableau 42 où sont

donnés les résultats de cette analyse, on est immédiatement frappé par les différences qui existent dans la construction des nids :

Le poids des nids varie de 9 à 50 grammes ; dans ce dernier cas, il représente 7 fois le poids de l'oiseau ! Le nombre total de matériaux utilisés passe d'un nid à l'autre de 190 à 600, sans qu'il soit possible d'établir une relation entre le poids du nid et les matériaux utilisés. Le nombre de plumes de contour est habituellement supérieur à 80 et inférieur à 333 ; le duvet peut y être abondant, mais il est si fin qu'il est difficile de le compter. Aussi, s'est-on contenté de le peser. Au duvet sont mélangés quelques cheveux et un peu de crin.

La paille est constituée par le chaume des Graminées et souvent aussi par des débris de tiges de *Carex*, lesquelles servent à la construction des toits des cases. Le nombre de brins varie d'une trentaine à 180.

Enfin, cet inventaire met en évidence la présence en petit nombre d'objets hétéroclites qui traduit la tendance de l'Amarante à ramasser tout ce qu'il trouve à terre : morceaux de papier, bouts

TABLEAU 42

LISTE DES MATERIAUX ENTRANT DANS LA CONSTRUCTION DES NIDS

Numéros des nids	Nids en coupe					
	1	2	3	4	5	6
Poids (g)	15,0	14,5	14,0	21,5	18,5	32,0
Pailles	4,0	9,0	5,0	4,0	5,0	5,0
Plumes	4,0	1,5	3,0	4,5	-	3,5
Divers	7,0	1,5	6,0	6,0	3,5	16,5
Duvets, crins	0,0	2,5	0,0	7,0	10,0	7,0
Nombre de pièces comptées	191	346	247	467	166	474
Pailles	32	168	82	122	132	224
Plumes	136	168	142	302	2	227
Divers	23	10	23	43	32	23
Duvets, crins	0	n. cpté	0	n. cpté	n. cpté	n. cpté
Dimensions des pièces						
Nombre de Pailles :	32	168	82	122	132	224
Longueur 0 - 1,9 cm	0	0	0	0	0	1
2,0-3,9	0	21	7	32	1	2
4,0-5,9	0	41	12	13	20	44
6,0-7,9	9	44	21	22	29	36
8,0-9,9	12	26	9	18	31	106
10,0-29,9	11	36	28	32	50	35
30,0-49,9	0	0	5	5	1	0
Nombre de Plumes :	136	168	142	302	2	227
Longueur 0 - 1,9 cm	1	48	11	33	0	2
2,0 - 3,9	11	70	18	87	1	2
4,0 - 5,9	54	40	72	135	1	34
6,0 - 7,9	58	8	33	40	0	147
8,0 - 9,9	12	2	8	7	0	42
Divers ; Nombre total	23	10	23	43	32	23
Nombre de morceaux de ficelle	14	10	15	38	28	23
Longueur 0 - 9,9 cm	0	0	2	0	0	6
10 - 29,9	9	3	11	30	23	17
30 - 49,9	5	0	0	6	3	0
50 - 99,9	0	6	0	2	2	0
100 - 149,9	0	0	0	0	0	0
150 - 199,9	0	1	2	0	0	0
Nombre de morceaux de tissus	9	0	8	5	4	0

TABLEAU 42 (fin)

<u>Nids fermés</u>				
Numéros des nids	1	2	3	4
<u>Poids (g)</u>	15,0	19,0	8,0	9,0
Pailles	11,0	13,0	5,0	4,0
Plumes	4,0	3,0	3,0	3,0
Divers	-	2,0	-	-
Duvets, crins	-	1,0	-	2,0
<u>Nombre de pièces comptées</u>	292	314	291	359
Pailles	90	109	82	81
Plumes	182	174	209	178
Divers	20	31	-	-
Duvets, crins	-	n. cpté	-	n. cpté
<u>Dimensions des pièces</u>				
<u>Nombre de Pailles</u>				
Longueur	0 - 1,9 cm	-	-	-
2,0 - 3,9	1	-	7	3
4,0 - 5,9	11	5	13	7
6,0 - 7,9	25	15	26	20
8,0 - 9,9	26	28	14	23
10,0 - 29,9	27	61	32	28
<u>Nombre de Plumes</u>				
Longueur	0 - 1,9 cm	182	174	209
2,0 - 3,9	18	14	29	5
4,0 - 5,9	38	44	47	25
6,0 - 7,9	77	86	81	93
8,0 - 9,9	35	24	34	45
8,0 - 9,9	14	6	18	10
<u>Divers : Nombre total</u>				
Nombre de morceaux ficelle	20	31	1	0
Longueur	18	15	0	0
0 - 9,9	6	2	1	0
10,0 - 49,9	10	13	0	0
50,0 - 99,9	2	0	0	0
Nombre de morceaux de papier ou de tissu	2	1	1	0

de chiffons et de cuir et même... un bracelet fait d'une ficelle longue de 12 centimètres et enfilée de 39 perles de verroterie. Les morceaux de tissu sont plus abondants dans les nids bâtis chez un tailleur ; les morceaux de papier, dans ceux bâtis chez un commerçant.

Le nombre de plumes, variable d'un nid à l'autre, s'explique par la quantité disponible dans le milieu où l'Amarante bâtit : un nid construit à terre dans une forêt était un de ceux qui en possédait le moins : 98 d'un poids de 3 grammes. Par contre, les Amarantes des villages ouloofs ou des jardins de Richard-Toll ont à leur disposition un grand nombre de plumes fournies par les poules. Harrison (1956) a observé aussi en volière que plus on donnait de plumes aux Amarantes, plus ils en utilisaient pour leur nid, et Goodwin (1964) s'étonnait du nombre de plumes de pigeon qu'un couple de *Lagonosticta rubricata haematocephala* pouvait accumuler en captivité dans un nid.

Les dimensions des matériaux présentent une plus grande homogénéité : la longueur des plumes excède rarement 8 cm, celle de la presque totalité des brins de paille est inférieure à 20 cm, mais celle de quelques objets hétéroclites leur est parfois supérieure : une lanière de cuir mesure 30 cm ; un morceau de tulle de nylon, 25 cm ; deux morceaux de ficelle mesurent un mètre et demi et un autre, 2 mètres : l'Amarante peut donc transporter un objet 25 fois plus long que lui !

La *largeur* des matériaux est toujours faible : celle de la presque totalité des tiges de *Carex* est inférieure à 1 centimètre ; et celle des objets hétéroclites ne dépasse ordinairement pas 3 cm. Leur épaisseur ou leur diamètre est habituellement de quelques millimètres, ce qui en facilite la tenue dans le bec pendant la durée du transport.

La *couleur* des matériaux est toujours terne : c'est celle de la paille sèche ou de la feuille morte ; les plumes restent dans les mêmes tons. Harison (1956) a montré que les *Amarantes* élevés en volière prenaient seulement les bouts de laine teints en vert terne et en gris et rejetaient tous les autres qui leur étaient pourtant identiques, sauf par leurs couleurs. D'autres espèces de *Lagonosticta* utilisent également des plumes de couleur sombre : Chapin (1954) avait déjà identifié dans un nid de *Lagonosticta rara* des plumes de *Francolinus iterorhynchus* et dans celui de *Lagonosticta j. jamesoni* des plumes de Tourterelle et de Francolin.

D'autres nids d'Estrildidés ont été également décrits (Chapin, 1954 ; Robert, 1958 ; Immelmann, 1962). Ceux des espèces australiennes ont été étudiés en détail et permettent de faire des comparaisons avec les nids d'Amarante :

— Les poids des nids, en Australie, se placent dans la moyenne de ceux obtenus pour l'Amarante : un nid de *Bathilda ruficauda* pèse 25 grammes ; un de *Neochmia phaeton*, 38 grammes ; trois de *Sitoptera bichenovii*, 10, 14 et 15 grammes.

— Le nombre d'éléments comptés dans un nid d'Estrildidé australien varie habituellement beaucoup moins que chez l'Amarante, sauf chez *Taenopygia castanotis* chez lequel on a recensé de 180 à 500 pièces.

— Chez les espèces australiennes, la longueur de ces matériaux ne dépasse pas habituellement deux fois celle de l'oiseau, mais peut être dans quelques cas huit fois plus grande que lui et atteindre 70 à 80 cm : ainsi chez *Zonagrinthus ocellatus* et *Z. guttatus* ; *Lonchura punctulata*, *L. castaneothorax* et *L. flavipyrma*...

e) Construction du nid :

Une fois le choix d'un emplacement arrêté par un couple, commence la construction du nid ou seulement son occupation s'il s'agit d'un nid ayant déjà servi.

Tant que la ponte n'a pas eu lieu, un emplacement de nid n'est pas continuellement gardé par le couple ; il s'éloigne et revient de façon irrégulière. D'autres couples peuvent le visiter et éventuellement y apporter des matériaux.

[Un nichoir, placé dans le jardin de la Station, fut d'abord visité par trois couples entre lesquels eurent lieu de furieux combats avant que l'un d'eux ne s'y établit définitivement. Un premier couple visita les 24 et 25 novembre, le soir, entre 17 heures et 17 heures 30, et les 26 et 27 novembre, entre 9 heures et 9 heures 30. Quelques matériaux furent apportés. Un deuxième couple arriva sur les lieux le 27, peu après le départ du premier couple ; le mâle pénétra 3 fois dans le nichoir pendant les 45 minutes qu'il resta sur les lieux et fut rejoint chaque fois par la femelle. Lorsqu'il sortit la troisième fois du nichoir à 10 heures 17, il se trouva face à face avec la femelle du premier couple revenue sur les lieux et un furieux combat s'engagea, à la suite duquel cette femelle s'en alla. Le couple resta sur les lieux jusqu'à la fin de la matinée, moment où revint le mâle du premier couple qui l'en chassa. Ce deuxième couple revint en fin d'après-midi et visita trois fois le nichoir entre 16 heures 15 et 17 heures 30. Le lendemain matin, le couple 2 s'installa dans le nid et ses alentours entre 9 heures 30 et 10 heures 55, puis se retira. A 11 heures 10, le mâle du premier couple retourna dans le nichoir, et, à sa sortie, retrouva le mâle du couple 2 qui le vainquit... Dans l'après-midi, un troisième couple fut attiré par ce nichoir et il y déposa quelques matériaux. Les jours qui suivirent, une grande confusion régna, mais le matin du 3 décembre, le couple 1 prit possession définitivement du nichoir où un premier œuf fut pondu, bien que le nid ne fût pas achevé.]

La construction se poursuit d'une manière très active pendant la période de la ponte, puis, d'une façon plus irrégulière, pendant l'incubation et plus rarement pendant l'élevage des jeunes :

[Le jour de la ponte du deuxième œuf, le 4 décembre 1955, le mâle du couple 1, dont nous venons de parler, faisait de fréquents voyages à son nid et apportait chaque fois une plume. Son nid était alors

sommairement fait de quelques brindilles de *Prosopis* et de quelques plumes dispersées sur le plancher du nichoir.

Le 21 février 1957, jour de la ponte du deuxième œuf, un mâle effectuait lui aussi de nombreuses allées-et-venues entre le sol et son nid et transportait des feuilles sèches de *Prosopis* et des plumes.

Trois jours après la fin d'une ponte dans un nichoir placé dans une haie de Lauriers-roses, le 29 octobre 1963, le mâle vint le matin relayer la femelle, tenant une plume dans son bec et le soir du même jour, peu avant le coucher du soleil, il fit plusieurs voyages à son nid pour y déposer des plumes.

Six jours après la fin d'une ponte dans un nid construit, cette fois, dans un site naturel, une fourche d'une haie de *Prosopis*, le 21 février 1963, le mâle, en venant relayer la femelle à 17 heures, apporta une plume et il en fit autant le 23 février exactement à la même heure. Le jour de l'éclosion des œufs, à 17 heures ; puis, trois jours après à 9 heures 45, et 8 jours après à 17 heures 45, il arriva à son nid avec une plume dans le bec.]

Chez un Estrildidé australien, *Taenopygia castanotis*, le mâle continue de déposer des plumes dans son nid pendant l'incubation (Immelmann, 1960) et pendant la première semaine de l'élevage (Warham, 1954). Ces auteurs ont voulu voir dans ce comportement un reste de l'habitude qu'ont les Fringillidés d'apporter de la nourriture à leur partenaire qui couve. Mais l'on peut aussi penser que, dans certains cas au moins, le mâle utilise comme matériaux de construction les nouvelles plumes qu'il apporte : c'est ce que nous avons plusieurs fois observé chez des Amarantes dont nous avons quelque peu bouleversé l'ordonnance du nid.

La construction d'un nid se poursuit après la fin de la ponte chez plusieurs espèces d'Estrildidés en Australie (Immelmann, 1962) *Chloebea gouldiae*, *Taenopygia castanotis* et *Stizoptera bichenovii*. Frith et Tilt (1959) avaient déjà montré que chez *Taenopygia castanotis*, elle commençait en moyenne 6 jours avant le début de la ponte du premier œuf et se poursuivait encore pendant 7 jours. Cette habitude est également connue chez d'autres Passereaux : le Bruant des Neiges, *Plectrophenax nivalis* (Fringillidés), *Parus atricapillus* (Paridés), *Euplectes hordeacea* (Plocéidés) et chez des non-Passereaux, Cormorans, Poules d'eau, Hérons, certains Falconiformes (d'après Mrs Nice, 1943). En outre, dix espèces d'Estrildidés en Australie (Immelmann, 1962) et quelques autres de cette famille en Afrique construisent des nids qu'ils utilisent la nuit en dehors de la période de reproduction. Immelmann (1962) insiste sur le fait que l'instinct constructeur qui se manifeste habituellement au début d'un cycle reproducteur à une période très précise la dépasse largement dans le cas des Estrildidés et se demande comment évoluent les facteurs internes sous la dépendance desquels se tient cet instinct.

La poursuite de la construction d'un nid après la ponte nous paraît liée à la façon dont les parents s'occupent de leurs jeunes après leur envol : ceux-ci sont, en effet, nourris par leurs parents une quinzaine de jours encore et quand ils deviennent indépendants, leurs parents recommencent souvent à nicher. La date du début des pontes successives d'un même couple a été notée dans quelques cas où les jeunes furent eux-mêmes contrôlés après leur indépendance. On est ainsi assuré que les parents n'ont pas abandonné leurs jeunes en cours d'élevage et que, par conséquent, le début d'une nouvelle ponte correspond bien à un cycle normal.

[Le couple — ♂ 70 246 et ♀ 70 247 — occupa trois fois de suite le même nid où il éleva trois nichées successives : la première s'envola le 31 janvier 1965 et la ponte suivante commença le 14 février, soit 14 jours après. La deuxième nichée s'envola le 18 mars et la nouvelle ponte commença le 4 avril, soit 17 jours après. Les jeunes de la première couvée furent capturés dans des filets les 15 et 30 mars, ceux de la deuxième nichée, les 30 mars et 1^{er} avril.

Un autre couple — ♂ 70 138 et ♀ 70 321 — éleva deux nichées successives dans deux nids différents. Les jeunes de la première couvée s'envolèrent le 13 mars. Le 27 mars, soit 14 jours après, 3 œufs d'une nouvelle couvée étaient déjà pondus. Les jeunes furent contrôlés le 29 mars.]

Certes, la succession de couvées dans un temps bref n'est pas propre à l'Amarante et se rencontre également chez d'autres Passereaux de région tempérée élevant plusieurs nichées par an. En Suisse, au Parc Imedee (Ribault, 1964), la femelle du Merle, *Turdus merula*, pond le premier œuf d'une nouvelle ponte 7, 5 jours après l'envol des jeunes de la précédente couvée ; mais Snow (1958) a montré que la femelle nourrissait ses jeunes un ou deux jours après la sortie du nid, puis en abandonnait le soin au mâle, tandis qu'elle allait construire un autre nid ou en réparait un vieux. Toutes les observations

que nous avons faites sur l'Amarante montrent, au contraire, que les parents nourrissent ensemble leurs jeunes jusqu'à l'indépendance.

La construction d'un nid d'Amarante est assurée par le mâle seul, en présence de sa femelle. Elle se déroule en deux temps : d'abord, le mâle fait de fréquents voyages à l'emplacement de son nid, transportant chaque fois des matériaux qu'il dépose à la hâte. Ensuite, il procède à leur arrangement en demeurant longuement sur le lieu même. Des observations poursuivies pendant une journée continue montrent l'activité d'un couple au moment de la construction de son nid :

[Dans une petite cage installée dans notre bureau, un couple d'Amarante se reproduisit. Une boîte, posée sur le plancher, servait de nichoir. 22 jours avant la ponte du premier œuf au début de la matinée, le mâle transporta beaucoup de matériaux, puis à 9 heures 40, fit une pause qui dura une demi-heure. Quand il reprit ses activités, à 10 h. 10, il alla examiner son nid, puis s'approcha de sa femelle assoupie sur un perchoir, lui donna quelques coups de bec, puis de nouveau apporta des matériaux à son nid. La femelle devint active elle aussi et fit de fréquents voyages au nid, mais n'y déposa jamais rien. Une fois, elle y pénétra la première, suivie de peu par le mâle qui tenait dans le bec une fine paille par son milieu. Le couple demeura quelques instants dans le nid, puis la femelle, après avoir frappé du bec les parois de la boîte, sortit, et le mâle peu après elle. Plusieurs fois, les oiseaux eurent quelque peine à s'introduire dans le nid : son entrée était obstruée par les matériaux qui s'entassaient devant, et il fallut que les Amarantes se glissent sous eux ou bien qu'ils en soulevaient quelques-uns du bec pour pouvoir pénétrer. Une autre fois, la femelle était installée juste à l'entrée du nid, et, comme elle ne se dérangea pas à l'approche du mâle, celui-ci dut sauter par dessus elle. Des cris étaient échangés par les oiseaux : le mâle lançait le *cri du nid* toutes les fois qu'il se trouvait à l'intérieur du nid et que la femelle se tenait à l'extérieur. La femelle faisait de même. L'activité de l'après-midi fut beaucoup plus réduite : le couple ne fit que quelques visites à son nid et passa le reste de son temps à boire, manger ou dormir.]

Au début de la construction d'un nid, il y a donc entassement du matériel que le mâle apporte pendant une partie de la journée.

Un deuxième exemple de construction d'un nid fut observé dans une maison ouolof servant de resserre ; les matériaux que le mâle pouvait utiliser étaient rares, car nous le vîmes plusieurs fois saisir des objets hétéroclites — morceaux de carton ou de ficelle — qu'il transporta avec quelque difficulté. La femelle était présente, mais n'aidait pas le mâle.

[Le 20 mars, en arrivant le matin à 7 heures 30 dans cette hutte, notre attention fut attirée par de légers bruits, provenant d'un rouleau de nattes posé horizontalement, à 1 mètre du sol environ, sur des cordes tendues au travers de la pièce. A 9 heures 45, en sortit un mâle en plumage adulte, il descendit à terre et fut attiré par un morceau de carton aussi gros que lui. Non sans difficulté, il parvint à le saisir, vola avec lui jusqu'à une murette ; le carton lui échappa. Non découragé, il redescendit à terre, ramassa une becquée de crin et vola directement vers son nid. A 9 heures 55, il explora de nouveau le sol où il trouva un très long brin de ficelle qu'il saisit au tiers de sa longueur, vola jusqu'à son nid, mais comme il ne put y entrer avec, il redescendit à terre, modifia quelque peu la position de la ficelle dans le bec et remonta dans son nid où il réussit finalement à entrer. A 9 heures 58, nouveau voyage à terre où il choisit d'abord un minuscule brin de paille, puis une plume qu'il transporta dans son nid. Enfin, la femelle, que nous n'avions pas encore vue, sortit à son tour du rouleau de nattes où elle se tenait donc depuis notre arrivée. La femelle, accompagnée du mâle, picora quelques brisures de riz sur le sol et quitta la hutte la première à 10 heures 30. Le 26 mars, ce nid contenait une ponte abandonnée de 4 œufs d'Amarante.]

L'apport des matériaux dans un nid a lieu aux heures les moins chaudes de la journée et se fait à une cadence très rapide.

[Un mâle qui construisait le jour de la ponte du 2^e œuf, le 4 décembre 1955, effectua 13 voyages entre 11 heures 10 et 11 heures 35, soit une moyenne d'un voyage toutes les deux minutes.

La cadence des visites peut être plus élevée.

Le jour de la ponte du deuxième œuf, le 21 février 1957, entre 16 heures 30 et 17 heures 20, un mâle effectua 39 voyages vers son nid ; après y être resté 20 minutes, il reprit ses voyages et en fit 12 autres entre 17 heures 20 et 18 heures transportant chaque fois quelque chose. Un voyage eut lieu en moyenne d'abord toutes les 76 secondes, et ensuite toutes les 100 secondes.]

Pour maintenir une telle cadence, l'Amarante recherche des matériaux faciles à saisir dans un rayon de cinq à six mètres autour de son nid, tout au moins pour la paille, les feuilles sèches et les objets divers, car les plumes sont certainement ramassées à une plus grande distance et sont transportées dans le bec, sans apparemment gêner l'oiseau dans son vol.

Pour prendre le matériel dont il a besoin, un mâle ne s'aide jamais des pattes pour dégager la paille qu'il cherche de celles auxquelles elle est mêlée ; il ne coupe pas davantage avec son bec, si bien qu'il ne peut prendre que ce qui est déjà tombé à terre. Il explore donc systématiquement le sol sur lequel il avance lentement, examinant les objets qui s'y trouvent, les saisit, les soupèse, les fait retomber, soit pour les abandonner, soit pour les reprendre. Il en mâchonne l'extrémité pour l'aplatir, la fait insensiblement tourner dans son bec jusqu'à ce qu'elle soit bien en place, puis il s'envole. Les plumes sont habituellement tenues horizontalement devant lui, leur concavité tournée indifféremment d'un côté ou de l'autre ; les pailles, surtout si elles sont longues, peuvent être rejetées sur le côté de l'oiseau ; les fines plumes du duvet ou le crin sont transportés plusieurs à la fois. Si d'ordinaire, l'objet est tenu par une extrémité, il peut arriver aussi qu'il soit porté par le milieu ou le tiers.

L'habileté à saisir les objets peut se traduire par le nombre de coups de bec donnés à terre pour les ramasser.

[Le 30 août, un mâle ramassa entre 8 heures 10 et 8 heures 29, 16 fois des feuilles sèches de *Prosopis* et dut s'y reprendre à plusieurs fois dans deux cas seulement : une fois, il s'y essaya 5 fois ; une autre fois, 6.]

Cette habileté diminue quand les objets sont mouillés par une forte pluie qui les souille de terre et les colle entre eux.

[Après une pluie dans la nuit du 30 au 31 août, le mâle déjà cité eut beaucoup plus de mal que la veille à saisir les feuilles de *Prosopis*. Gardant le même rythme des visites — 14 entre 8 heures et 8 heures 15 — il dut multiplier ses coups de bec : 72 furent nécessaires. Chaque feuille avait demandé cette fois une moyenne de 5 coups de bec !]

Une autre difficulté que l'Amarante rencontre dans la construction de son nid est le transport des matériaux.

[Le 30 août, toujours ce même mâle qui construisait son nid dans une haie de *Prosopis* à 1 mètre 50 du sol, perdit au cours des seize voyages qu'il fit le matin, une fois tout son chargement en cours de route, et une autre fois la moitié seulement.]

Pour bâtir un nid avec les matériaux apportés à pied d'œuvre, le mâle exécute trois types de gestes : le premier est celui de repousser : il façonne une cavité en repoussant sur les côtés et en soulevant au-dessus de lui les brins de paille qui se trouvent au milieu. Il donne de nombreux coups de bec, dressé sur les pattes, corps et cou étirés au maximum. En même temps, il glisse entre les matériaux déjà présents ceux qu'il vient d'apporter. Le 2^e type de geste est celui de tirer latéralement : il saisit une paille par l'extrémité et la place dans une paroi du nid après avoir fait un demi-tour sur lui-même. Le 3^e type de geste est celui de tirer à soi : l'oiseau se penche à l'extérieur pour prendre une paille qui pend et la tire à lui.

Si le nid à construire est du type ouvert, le mâle en dessine d'abord les contours avec quelques longs brins de paille qu'il incurve avec le bec, il en remplit l'intérieur de matériaux souvent placés les uns à côté des autres ; ce sont habituellement des feuilles mortes ou des brins de paille ; si ces derniers sont trop longs, ils sont pliés par le constructeur en deux ou trois, mais jamais coupés en plusieurs morceaux. Sur cette plate-forme repose la coupe proprement dite faite principalement de plumes de contour. Celles déposées au milieu sont placées horizontalement et se tasseront au fur et à mesure sous le poids de l'oiseau ; celles des parois sont plantées obliquement ou verticalement, mais toujours leur concavité tournée à l'intérieur : elles sont parfois si serrées qu'elles tendent à refermer la coupe du nid ; c'est là une transition avec le nid en boule. Souvent quelques longs brins de paille sont disposés à l'extérieur de ces plumes, à la façon de cercles de tonneau.

Si le nid à construire est du type fermé, l'Amarante, après avoir édifié une assise, lance quelques longs brins de paille d'abord latéralement, puis au-dessus pour dessiner les côtés et le toit. Dans cette armature, souvent lâche, il fiche d'abord des brins de paille plus courts et des feuilles, puis il double entièrement l'intérieur de plumes, enfin il en place quelques-unes juste devant l'ouverture du nid : celles-ci plieront au passage de l'oiseau.

Le nid une fois achevé présente une texture lâche, puisque l'Amarante a seulement entassé l'un sur l'autre des matériaux ; il tient, grâce au support sur lequel il repose.

La construction des nids d'Estrilidés a déjà été observée sur de nombreuses espèces en volière (Harrison, 1956 ; Kunkel, 1959 ; Goodwin, 1960, 1964, 1966) et dans la nature (Immelmann, 1962). Ces études permettent de comparer la manière de construire de ces espèces avec celle de l'Amarante.

Chez les Estrilidés, le rôle joué par le mâle et la femelle dans la construction d'un nid diffère avec les espèces. Chez certaines, mâle et femelle y contribuent de la même façon : Immelmann (1962) l'a observé par exemple chez *Poëphila personata* ; et nous l'avons vérifié à Richard-Toll pour *Estrilda troglodytes*. Chez d'autres, les charges sont réparties entre les deux : le mâle apporte à la femelle qui se tient à l'intérieur du nid les matériaux avec lesquels elle construit ; c'est le comportement le plus habituel des Estrilidés vivant en Australie (Immelmann, 1962). Chez *Lagonosticta senegala*, la femelle assiste à la construction du nid, mais sans y participer directement : elle ne transporte rien et ne manipule rien à l'intérieur du nid (Harrison, 1956). Le mâle de *Taenopygia castanotis*, d'après Immelmann (1962), peut venir à son nid jusqu'à 30 fois en 23 minutes en transportant chaque fois des matériaux : c'est là une cadence déjà observée chez l'Amarante. Mais, chez *Taenopygia*, la femelle aide le mâle et s'occupe de l'ordonnance des matériaux, ce qui n'est pas le cas pour l'Amarante. Chez une espèce voisine étudiée en volière par Goodwin (1964), *Lagonosticta rubricata haematocephala*, le mâle fait la plus grosse partie de la construction, en particulier les parois extérieures ; mais la femelle l'aide à ramasser des plumes, et, si elle est dans le nid, les reçoit du mâle qui les lui apporte.

La façon de l'Amarante de ramasser à terre les matériaux secs qu'il utilisera pour construire son nid est différente de celle de beaucoup d'espèces d'Estrilidés qui se servent de matériaux verts qu'ils coupent avec le bec en s'aidant souvent des pattes. A Richard-Toll, nous avons observé cette technique chez *Estrilda troglodytes*.

Les gestes utilisés par les Estrilidés pour construire leur nid ont été décrits pour la première fois en détail par Kunkel (1959). Ils confèrent une grande originalité à cette famille : pour commencer leur nid, les Estrilidés soulèvent ou repoussent sur les côtés les matériaux qui se trouvent à l'emplacement futur de leur nid, alors que la plupart des espèces nichant sur un endroit plat façonnent une cavité grâce à un mouvement rotatif de la poitrine, aidé souvent d'un grattage du pattes. Les Estrilidés s'opposent également aux Plocinés et Plocépasserins, lesquels lancent d'abord entre plusieurs rameaux un pont, une arche renversée ou un anneau.

f) Utilisation répétée d'un même nid

Les couples d'Amarantes nichent parfois dans des nids qu'ils ont déjà utilisés ou qui ont servi à d'autres couples, comme cela a déjà été noté.

Le tableau 15 a donné le relevé des nids trouvés pendant la ponte ou l'incubation des œufs d'Amarante et occupés plusieurs fois de suite, des couples nicheurs et du succès à l'envol des nichées.

Ces nids sont tantôt utilisés, par les mêmes couples, tantôt par des couples différents.

— Un nid fut occupé successivement par plusieurs couples pendant la même saison de reproduction :

[Pour la saison 1961/62, nous notâmes une première couvée en septembre par le mâle SA 1 700 et une femelle inconnue ; une deuxième en novembre par le ♂ 64 988 et la ♀ 21 397 et une troisième en janvier par le ♂ 42 504 et la ♀ 21 289.

— Un nid fut occupé deux saisons de suite :

[Pour la saison de reproduction 1961/62, les pontes se succédèrent :

La première en août ; la seconde en septembre ; la troisième en octobre ; la quatrième en décembre ; la cinquième en février.

Pour la saison de reproduction 1962/63 : une ponte en février et une ponte en avril.]

— Un nid fut occupé toute l'année par le même couple :

Le ♂ 21 447 et la ♀ 407 634 occupèrent toute l'année le même nid où ils élevèrent quatre couvées.

— Un nid fut occupé par le même couple pendant plusieurs saisons :

[Le couple ♂ SA 2 207 et ♀ SA 2 211 nicha dans la même boîte de connexion dans un hangar,

dans le coin droit pour les deux premières pontes et dans le coin gauche pour les autres, en janvier 1960 (saison de reproduction 1959/60) et pendant la saison de reproduction 1960/61, en novembre 1960, en janvier 1961, en mars 1961.]

Cette réutilisation des nids est connue chez d'autres espèces d'Estrildidés : quoique capables de construire leurs nids, *Lonchura cucullata* (Friedmann, 1950) et *Nesocharis ansorgei* (Ruth Chapin, 1959) nichent dans les vieux nids de Tisserins. En Australie, *Taenopygia castanotis* pond dans les nids fraîchement construits par *Acanthiza chrysorrhoa* et réoccupe ses nids d'une année sur l'autre (Fritb et Tilt, 1959). Au Tsavo National Park, *Amadina fasciata* rend de fréquentes visites aux nombreux vieux nids de Tisserins (N. E. Collias et E. C. Collias, 1964). Ces derniers pensent trouver dans l'ensemble de ces faits la vérification de l'hypothèse émise par Friedmann (1950, 1960) selon laquelle cette utilisation du vieux nid serait due à une perte de l'instinct constructeur par les Estrildidés et forait de cette famille un chaînon dans l'évolution qui mène au parasitisme intégral des Viduinés.

Y a-t-il réellement perte « d'instinct constructeur » ? Nous ne le pensons pas, car nous avons vu plusieurs exemples de couples d'Amarantes utilisant tour à tour un vieux nid ou en construisant un nouveau.

[Après avoir construit en août 1963 sur le moyeu d'une roue de tracteur un nid fermé où il éleva 3 jeunes, le mâle 42 828 divorça. Aussitôt remarié, il construisit d'abord dans un hangar proche un nouveau nid fermé (octobre), puis utilisa pour les deux nichées suivantes (décembre 1963 et février 1964) un vieux nid situé à une vingtaine de centimètres du sien et qui avait été régulièrement utilisé depuis novembre 1959.]

Immelmann (1962) qui a poursuivi une minutieuse étude des nids d'Estrildidés australiens, et, en particulier, de ceux de *Taenopygia castanotis*, partage notre opinion.

La réutilisation d'un nid n'est, par ailleurs, pas spéciale aux Estrildidés. Plusieurs couples de *Melospiza melodia* (Nice, 1937) ont employé deux fois de suite le même nid. L'un d'eux construisit ensuite un autre nid 30 cm plus loin ; enfin, un autre couple nidifia 4 fois de suite dans le même nid. En Angleterre, Snow (1958) a signalé le cas de la réutilisation de vieux nids par le Merle *Turdus merula*, et remarqua qu'il s'agissait toujours de nids où la première couvée avait réussi. Tel n'est pas le cas en Suisse, au Parc Imède, où 3 % des nids de Merles ont été utilisés une deuxième fois (Ribaut, 1964), bien que certains d'entre eux aient eu leur couvée détruite pendant l'incubation (2 cas) et que d'autres aient été pillés (4 cas). « Toutefois, ajoute l'auteur, le taux de réussite des nids utilisés deux ou trois fois, à savoir 32 %, est supérieur à celui de l'ensemble des nids : 14 %. Il est donc possible que l'oiseau fixe son choix sur un ancien nid parce que sa situation est particulièrement favorable. On pourrait également croire que c'est un gain de temps dans la construction qui incite une femelle à pondre dans un vieux nid. Or, comme ce sont en moyenne 12 jours qui séparent la fin d'une couvée du premier œuf de la suivante (donc déposée dans le même nid), cette supposition n'est pas fondée ».

D. W. Snow et B. K. Snow (1963) constatent eux aussi qu'à la Trinidad à la latitude 10° N. les nids de *Turdus* qui sont réutilisés sont habituellement ceux d'où se sont envolées des nichées : chez *Turdus fumigatus*, oiseau des forêts ayant une longue saison de reproduction, ces auteurs ont compté 26 cas de réemploi d'un nid : dans 18 d'entre eux, les couvées avaient réussi ; dans les 8 autres cas où il y eut échec, les nids furent réutilisés seulement après plusieurs mois dans 7 cas et immédiatement après dans 1 cas. Au cours d'une même saison de reproduction, un même nid servit quatre fois de suite, et un autre, trois fois de suite. Chez *Turdus albicollis* et *T. nudigensis*, ce même phénomène existe, mais sans revêtir l'importance notée pour la précédente espèce.

Chez l'Amarante, une première remarque s'impose : le taux de succès à l'envol de ces nids est beaucoup plus élevé que celui obtenu pour l'ensemble des nids recensés pendant cette même période. Des 53 couvées déposées successivement dans les mêmes nids, 116 jeunes s'envolèrent, soit une moyenne de 2,1 par nid trouvé à l'incubation alors que la moyenne habituelle est seulement d'un jeune. Le nombre moyen de jeunes s'envolant de nids réussis reste toutefois le même dans deux cas : 2,6.

Dans le chapitre III, on a déjà noté que ce pourcentage d'abandon est plus faible quand la taille de la ponte est supérieure à la normale. On pourrait alors penser que les œufs abandonnés des précédentes pontes — sur lesquels pondent les femelles — joueraient le même rôle stimulant que les œufs du parasite. On aurait pu croire que la réutilisation des nids favoriserait le parasitisme : or, il n'en est rien. Autant de jeunes de cette espèce s'envolent de ces nids que des autres : 0,1.

Une autre hypothèse est à discuter : la réutilisation de vieux nids trahirait-elle une compétition pour les lieux de nidification qui seraient devenus trop peu nombreux pour l'importance de la population d'Amarante vivant à Richard-Toll ? Aucune de nos observations ne permet, cependant, de tirer une telle conclusion. D'abord, le réemploi d'un nid n'est pas un fait généralisé, car bien des nids qui paraissent remplir de bonnes conditions ne servent pas une deuxième fois. Ensuite, des nids qui ont été occupés plusieurs années de suite sont un jour subitement abandonnés : ce cas se présente dans des habitations humaines qui changent de locataire. L'Amarante préfère fuir plutôt que de s'habituer aux conditions de vie et aux arrangements intérieurs introduits par les nouveaux arrivants. Enfin, on observe souvent la construction successive de plusieurs nids à peu près au même endroit et non pas la réutilisation du même :

[Dans un toit de chaume d'une hutte africaine, trois nids d'Amarante se touchaient. En-dessous d'un premier nid contenant encore des fèces, sans qu'on puisse dire à quelle date remontait l'occupation, fut construit en février 1964 un deuxième nid qui réussit ; puis, en mars 1964, un troisième nid touchant le premier fut bâti in situ et réussit également.]

En conclusion, la réutilisation des nids par l'Amarante ne semble pas prouver l'existence d'une compétition pour les emplacements de nidification ; il ne paraît pas non plus constituer nécessairement une étape vers le parasitisme des Viduinés, bien que la théorie émise par Friedmann (1960) soit séduisante. Encore faudrait-il que la filiation suggérée par cet auteur entre Estrildidés et Viduinés soit reconnue de tous les systématiciens. Ce comportement n'est pas spécial aux Estrildidés puisqu'on en trouve d'autres exemples dans des familles aviennes qu'on ne peut soupçonner de tendance au parasitisme : un Colibri, *Glaucis hirsuta* et une Tourterelle, *Columbigallina talpacote* à la Trinidad ; *Melospiza melodia*, aux États-Unis d'Amérique ; des Turdidés : *Turdus merula* en Angleterre et en Suisse ; *T. fumigatus* et *T. nigrigensis* à la Trinidad ; *T. leucomelas* au Surinam.

3) L'accouplement

C'est au cours du choix de l'emplacement du nid et au début de sa construction que l'accouplement a lieu.

À la fin de la parade de la plume donnée par le mâle devant une femelle consentante, celle-ci sollicite l'accouplement en se tenant couchée, plumage gonflé, ailes légèrement pendantes dégageant le croupion, queue animée de vibrations verticales. Le mâle laisse alors tomber la plume qu'il tenait dans le bec, s'approche de sa partenaire, puis lui donne plusieurs coups de bec sur la tête et la nuque : chaque fois qu'elle en reçoit un, elle baisse davantage la tête si bien que le cloaqué est finalement bien dégagé et placé plus haut que la tête. A ce moment, la femelle rejette sur le côté gauche sa queue tenue verticalement tandis que le mâle monte sur elle, agrippe ses pattes à la naissance de l'aile, et place sa queue du même côté que sa partenaire ; il agit ensuite continuellement les ailes. La copulation terminée, le mâle applique de nouveaux coups de bec sur le dos et le croupion de sa compagne et va se poser non loin d'elle. Finalement, tous deux s'ébrouent.

En volière, il arrive que la femelle ne soit pas montée par le mâle immédiatement après qu'il lui ait donné des coups de bec, mais qu'il saute plusieurs fois par-dessus elle ; ou bien que le mâle la monte successivement plusieurs fois de suite, étalant davantage la queue et la tenant de plus en plus verticalement.

Il ne semble pas que la parade de la plume soit indispensable au déroulement d'un accouplement d'Amarante. L'observation suivante faite en volière montre que la femelle peut solliciter un mâle même d'espèce différente en l'absence de toute invite de celui-ci.

[En plein air, dans une grande volière, vivaient un mâle d'Amarante qui achevait sa mue juvénile et quelques *Estrilda troglodytes*. Leur comportement ne fut pas modifié pendant la quinzaine qui suivit l'introduction d'une femelle d'Amarante adulte et d'un mâle de Combassou, en train d'acquiescer son plumage de noce. La femelle d'Amarante, toujours repoussée par le jeune mâle de son espèce, demeurait dans un coin de la volière avec le mâle de Combassou. Le soir, peu avant le coucher, elle adoptait une posture de sollicitation d'accouplement auquel répondait le mâle de Combassou qui lui piquait

la tête exactement comme l'aurait fait un mâle d'Amarante; elle prenait alors la position de l'accouplement, mais elle s'esquiva le premier soir quand le mâle chercha à la monter; les soirs suivants, le mâle de Combassou, après lui avoir donné les coups de bec sur la tête, sautait simplement par-dessus elle et se plaçait ensuite à côté d'elle.]

En volière, Goodwin (1964) a observé chez *Lagonosticta haematocephala rubricata* la demande d'accouplement de la femelle en l'absence de parade de la plume faite par le mâle. Quelquefois dans la nature, une femelle qui présente une attitude anormale, parce qu'elle est blessée ou malade, peut être successivement montée par plusieurs mâles, sans que l'on puisse exactement déterminer quel est le stimulus qui déclenche cette série de copulations. Goodwin (1965) suggère que l'agitation de la queue dont une femelle est souvent atteinte quand elle est malade pourrait provoquer la réaction du mâle.

L'Amarante s'accouple à terre, ou bien sur une branche, et ceci à n'importe quelle heure de la journée. Par là, il se distingue des espèces australiennes (Immelmann, 1962) qui s'accouplent soit sur une branche, soit dans le nid. Morris (1954) a suggéré que, dans certains genres, ce seraient les couples formés depuis un certain temps qui copuleraient dans les nids. Mais rien de tel n'a jamais été observé chez l'Amarante (Kunkel, 1959).

4) Ponte

Le comportement de l'Amarante ne différerait pas de celui des autres Passereaux si la femelle ne s'en distinguait en pondant soit dans un vieux nid, soit dans un nid fraîchement construit, comme cela a déjà été mentionné dans le précédent chapitre, soit dans un nid contenant déjà des œufs provenant d'autres pontes. C'est là un comportement peu répandu qu'il convient de signaler et que certains ont interprété comme un premier pas vers le parasitisme: en effet, si le nid est neuf, sa construction est plus ou moins avancée, mais jamais complètement finie; s'il est vieux, il est sale pour plusieurs raisons. Le fond est garni des déjections desséchées déposées par les poussins des élevages antérieurs car les parents n'ont pas l'habitude de les enlever. Il reste aussi parfois des œufs — jusqu'à 5 ou 6! — des précédentes pontes qui n'ont pas éclos et parfois le corps desséché d'un poussin.

[Ainsi, le 28 novembre 1964, nous trouvâmes un nid contenant une ponte homogène de 5 œufs d'Amarantes couvés par le couple: mâle 70 130 et femelle 70 131. Nos visites successives des 7, 8, 12, 16 et 22 décembre nous montrèrent que ces œufs régulièrement couvés n'étaient toujours pas éclos. Le 28 décembre nous y comptâmes à côté de la précédente ponte, toujours dans le même état, 3 nouveaux œufs d'Amarante, encore couvés par le même couple.]

Une Amarante femelle n'éprouve donc apparemment aucune gêne à trouver des œufs dans un nid où elle n'a pas encore commencé de pondre. Ce cas n'est d'ailleurs pas limité aux vieux nids, car il arrive que dans les nids neufs une Combassou femelle l'y ait précédée d'un ou de plusieurs jours et qu'elle ait été la première à déposer ses œufs. Bien plus, en cours de ponte même, une ou plusieurs femelles de Combassou peuvent apporter des œufs: l'Amarante n'en est pas troublée. L'émission des œufs a toujours lieu le matin, peu après le lever du soleil.

[Le 11 février 1963, à 8 heures 25, nous fîmes partir d'un nid bâti dans une haie de *Prosopis* une femelle qui y était arrivée au petit jour, à 7 heures 30, et nous y constatâmes la présence d'un premier œuf frais pondu. Les 12 et 13 février 1963, un deuxième puis un troisième œufs furent pondus à la même heure.]

Dans le nid 67, construit, lui aussi, dans une haie de *Prosopis*, nous retrouvâmes le 24 octobre 1963, à 8 heures du matin, l'œuf qui y avait été pondu la veille, puis nous vîmes arriver la femelle; à 8 heures 45, un nouvel œuf était pondu.]

Pendant la période de ponte, ni la capture des parents, ni la manipulation des œufs n'entraînent l'abandon d'un nid. Il ne semble pas que les désaffections constatées en cours d'incubation aient été provoquées par ces interventions. Les taches voyantes que nous faisons sur les œufs avec du verrou à ongle rouge ne modifiaient pas davantage le cours de la ponte. Malgré toutes les précautions dont nous nous entourions, il nous arrivait parfois de casser un œuf. Si c'était le début de la ponte, le couple abandonnait le nid pour recommencer aussitôt ailleurs.

[Par exemple, le 5 avril 1964, nous provoquâmes l'abandon d'un nid en cassant un des deux œufs frais pondus et nous retrouvâmes neuf jours après, le 14 avril, le même couple dans un nouveau nid construit à quelques mètres du précédent où il couvait trois œufs. 6 jours tout au plus avaient séparé la destruction de l'œuf de la précédente ponte et la ponte d'un nouvel œuf.]

Si au contraire, le bris survenait le dernier jour de la ponte, le couple continuait à couver.

5) Incubation

Le mâle et la femelle assurent tous les deux la couvaison, mais il est difficile de dire exactement quand l'incubation des œufs commence, car elle est discontinuë pendant la durée de la ponte. Puis, il s'établit un roulement entre les deux parents en sorte que le nid ne reste jamais inoccupé. Les températures fraîches des nuits d'hiver, qui peuvent tomber à 10° C, ou celles excessives des mi-journées de la fin de la saison sèche, qui atteignent 40° C ou plus, ne changent pas le comportement incubateur des parents.

Pendant la période de la ponte, l'incubation est discontinuë : l'Amarante passe une partie de la journée sur le nid et l'abandonne la nuit ; le temps qu'il y consacre augmente chaque jour.

[Dans un nid placé dans une haie de *Prosopis*, le jour de la ponte du premier œuf, le 11 février 1963, le nid fut occupé alternaivement par le mâle et la femelle depuis le matin jusque vers 14 heures 30 ; le lendemain, le séjour des parents sur le nid, commencé le matin à la même heure, se prolongea jusque vers 16 heures 30, et le surlendemain, jusque peu avant le coucher du soleil.]

La ponte achevée, les œufs continuent d'être couvés de jour tantôt par le mâle, tantôt par la femelle, alors que la nuit, c'est la femelle qui reste sur les œufs. Il s'ensuit une modification d'horaire pour les parents, puisque les premières heures de la matinée que la femelle passait jusqu'alors sur le nid sont à présent assurées par le mâle.

[Le 14 février 1963, le lendemain de la ponte du troisième et dernier œuf, la femelle pénétra dans son nid à 7 heures 30, y passa pour la première fois la nuit et le lendemain 15 février, elle fut relayée par le mâle à 7 heures 40.]

L'horaire suivi par les parents et leurs modalités de couvaison varient d'un couple à l'autre.

— Les uns se partagent équitablement les tâches le jour comme le couple du nid 68, construit dans un nichoir à l'ombre de Lauriers-Roses.

[Sur la ponte de 4 œufs terminée le 25 octobre, le 29 octobre, chaque partenaire passa 5 heures 10 entre la relève de la femelle par le mâle le matin à 7 heures 40 et son retour au nid le soir à 18 heures ; la durée moyenne du séjour au nid du mâle fut de 1 heure 43 minutes et celle de la femelle de 2 heures 05 minutes.

Les œufs furent couvés sans interruption, tantôt par le mâle :

- de 7 heures 40 à 9 heures 20, soit 1 heure 40,
- de 12 heures 20 à 14 heures, soit 1 heure 40,
- de 16 heures 10 à 18 heures, soit 1 heure 50 ;

par la femelle :

- de 9 heures 20 à 12 heures 20, soit 3 heures,
- de 14 heures à 16 heures 10, soit 2 heures 10.]

— Chez d'autres couples, le mâle peut assurer le jour un plus grand nombre d'heures de présence sur le nid que la femelle.

[Toujours dans le nid bâti dans la haie de *Prosopis* où la ponte du dernier œuf remontait au 13 février, le mâle passa le 23 février 6 heures 05 et la femelle, 3 heures 40 seulement ; la durée moyenne du séjour au nid du mâle fut de 1 heure 35 minutes.

Le mâle couva :

de 8 heures 15 à 11 heures, soit 2 heures 45,
de 11 heures 50 à 13 heures 40, soit 1 heure 50,
de 14 heures 40 à 15 heures 25, soit 0 heure 45,
de 17 heures 40 à 18 heures 40, soit 1 heure.

La femelle couva :

de 11 heures à 11 heures 50, soit 0 heure 50,
de 15 heures 40 à 14 heures 40, soit 1 heure,
de 15 heures 25 à 17 heures 15, soit 1 heure 50, mais dérangée, elle dut quitter le nid
avant le retour du mâle.]

— Cet horaire n'est pas respecté pendant toute la couvaison. Nous notâmes, par exemple, que ce deuxième nid est couvé à midi : les 15, 18 et 22 février par le mâle ; les 16 et 21 février, par la femelle.

Le temps qu'une femelle passe la nuit sur son nid dépend évidemment de l'heure du lever et du coucher du soleil et il est plus long pendant les mois d'hiver.

La relève a toujours lieu à l'extérieur du nid. Le parent, qui était parti à quelque distance, se pose non loin de son nid, agitant la queue, légèrement ouverte, de rapides et amples mouvements verticaux et horizontaux ; à la hâte, il picore encore, inspectant en même temps les lieux et lance plusieurs fois ses cris de cohésion. Si tout lui paraît normal, il emprunte le chemin, toujours le même, qui le conduit à son nid et attend, sur un perchoir proche, que son partenaire lui laisse la place. Celui-ci, alerté par ses cris, sort d'abord à moitié le corps du nid, puis d'un vol discret et rapide, s'en va. Si l'Amarante qui vient couvrir ne voit pas son partenaire parce qu'il a dû s'en aller avant l'heure de la relève, il montre de la nervosité, multipliant les cris et les vols d'approche et hésite avant d'entrer dans le nid.

Quand il pressent un danger, il ne vole pas directement à son nid, mais suivant les circonstances, adopte une position de combat ou d'attente : un congénère étranger installé sur son territoire déclenche automatiquement chez lui un réflexe d'agressivité ; l'intrus est d'abord expulsé du territoire qu'il a violé avant que le parent ne pénètre dans son nid. La présence inhabituelle d'un Homme dans une maison, d'ordinaire libre d'occupant, retarde la relève du partenaire jusqu'au départ de cette personne avec laquelle il n'est pas familiarisé.

Nous avons observé, par exemple, que la relève sur un nid fut retardée d'une grande heure parce que le moment où l'Amarante pénétra dans une hutte coïncidait avec celui où une Africaine y effectuait des rangements.

Pendant cette attente qui peut être longue, une demi-heure, une heure quelquefois, le partenaire couvreur reste à l'intérieur sans montrer de signe d'impatience, mais si le cas se présentait trop souvent dans la journée, le nid serait abandonné. En voici un exemple :

[Un nid construit sur une feuille de Bananier poussant près d'un robinet d'eau où les Africaines défilaient avec leur seau fut rapidement abandonné, car les va-et-vient des femmes empêchèrent le couple d'assurer une couvaison normale.]

Plus le moment de l'éclosion se rapproche, plus l'Amarante devient nerveux : chassé de son nid, il demeure dans son voisinage, criant et agitant la queue ou bien s'envole pour n'y revenir que beaucoup plus tard ; souvent même son partenaire s'est installé dans le nid pendant son absence.

Dans son nid, l'Amarante a toujours la tête tournée vers l'extérieur. Il se cache derrière un rideau de plumes qu'il tire à lui pour fermer complètement l'entrée ou bien il la dégage. Quand il entend un bruit suspect, il se dresse, sortant à moitié le corps. Parfois, il prend en chasse un de ses congénères par trop entreprenant ; le plus souvent, il regarde furtivement, puis s'enfonce de nouveau dans son nid et s'y assoupit. Il y dort quelquefois si profondément qu'il nous est arrivé de l'y capturer à la main alors qu'habituellement il se sauve à notre approche.

Une fois relevé de sa faction, l'Amarante s'éloigne et part s'alimenter sur les lieux riches en graines. Grâce au jabot qui lui permet d'en emmagasiner beaucoup, il passe une grande partie de son

temps libre à les picorer hâtivement ; il aura le loisir de les digérer pendant qu'il couvera. Cette façon de se nourrir l'autorise à demeurer sur le nid jusqu'à 3 heures d'affilée alors que les *Passereaux insectivores*, pressés par la nécessité de s'alimenter, ne peuvent jamais rester longtemps. Ces repas abondants, mais espacés, expliquent aussi certaines particularités de l'horaire de la couvaison. Ainsi, le matin, le mâle ne relève pas la femelle au lever du jour, mais quelque temps plus tard et seulement après avoir pris un premier repas. De même, la femelle se présente au nid le soir avant la tombée de la nuit laissant au mâle le temps de se nourrir une dernière fois avant de gagner son gîte nocturne.

Même quand il fait 40° et plus à l'ombre, l'Amarante reste dans son nid. La question se pose de savoir comment il peut supporter ces températures extrêmes. *Estrilda troglodytes*, qui avait construit en mai dans une volière de Richard-Toll un nid typique, n'y demeurait jamais longtemps à l'intérieur quand il couvait. On le voyait souvent à l'extérieur, devant l'entrée. Immelmann (1962) a observé que les espèces australiennes d'Estrildidés cessaient de couvrir quand la température intérieure de leur nid dépassait 38° C. On peut expliquer ces différences en comparant les nids : celui d'*Estrilda troglodytes* a une structure serrée et comporte un long et étroit couloir ; ceux des espèces australiennes, *Neochmia phaeton* et *Bathilda ruficauda*, ont une structure compacte, un épais capitonnage et des matériaux en putréfaction du fait de l'humidité qui en rendent l'atmosphère suffocante. Au contraire, la température qui règne à l'intérieur d'un nid d'Amarante n'est guère différente de celle existant au même moment à l'extérieur : l'absence fréquente de couloir, les matériaux secs et lâchement entassés et un faible capitonnage n'empêchent pas complètement l'air de circuler, à la différence des nids à texture serrée. De plus, la construction est toujours placée à l'ombre d'un arbuste ou d'un toit. Probablement, la nécessité de demeurer continuellement dans son nid (peut-être, rappelons-le, sous l'influence du parasite) a-t-il conduit l'Amarante à rechercher les endroits les moins soumis aux variations extrêmes de température (dans les habitations humaines, par exemple).

Le comportement incubateur de l'Amarante ne diffère pas sensiblement de celui des autres espèces d'Estrildidés. Plusieurs espèces australiennes, *Stizoptera bichenovii* et *Poephilia acuticauda* (Immelmann, 1962), attendent, comme lui, à l'extérieur du nid le départ du partenaire. Ce mode de relève fut appelé par Immelmann (1959) *indirect* par opposition au mode *direct* où les deux partenaires se relaient à l'intérieur du nid. La durée des séjours au nid des parents est toujours longue pour les espèces australiennes (Immelmann, 1962). Sa moyenne varie de 54 minutes (*Emblema picta*) à 1 heure 58 minutes chez *Taenopygia castanotis*, mais son maximum peut être beaucoup plus élevé : 2 heures 55 minutes chez *Taenopygia castanotis* et 3 heures 30 minutes chez *Stizoptera bichenovii*. Des chiffres comparables ont été obtenus avec l'Amarante.

L'Amarante se comporte comme les deux espèces, *Zonaeginthus oculus* et *Taenopygia castanotis*, en occupant continuellement son nid, alors que chez la plupart des autres espèces australiennes, celui-ci reste vide pendant un certain temps, soit que les parents aillent chercher ensemble, le matin et le soir, de la nourriture, soit qu'ils se retrouvent avec les autres couples à d'autres heures pour participer à la vie sociale de la colonie.

6) Éclosion des jeunes

Douze à treize jours après la fin de la ponte, les jeunes naissent.

L'éclosion des œufs d'une couvée dure beaucoup moins longtemps que leur ponte : trente six heures sont souvent suffisantes pour l'éclosion d'une ponte de quatre œufs alors qu'il a fallu 4 jours pour qu'elle soit déposée. On peut voir là le résultat de l'absence d'une couvaison continue pendant la durée de la ponte.

À titre d'exemple, nous citerons le nid 278 : il contenait le 24 février au soir un poussin tout juste éclos et deux œufs. Le lendemain, à la même heure, les trois œufs étaient éclos.

La coquille des œufs éclos est aussitôt consommée par les parents :

[Le 27 février 1963, deux œufs éclosent en début de matinée à quelques heures d'intervalle : le mâle avala à 7 heures 50 un morceau de coquille de l'œuf déjà éclos. A 8 heures 45, le poussin du

deuxième œuf cherchait à se libérer de la coquille, déjà coupée en deux par son milieu. À 9 heures 55, la femelle, de retour au nid, en mangea à son tour un morceau.]

La consommation de la coquille par les parents a été observée par Eisner (1961) sur *Lonchura striata* qu'il avait fait se reproduire en volière dans des nichoirs en verre ; Goodwin (1965) pense qu'il en est de même pour *Uraeginthus angolensis*, *bengalus*, *andacocephalus* ; et Himmelmann (1962) estime que c'est la règle générale pour les Estrildidés australiens.

7) Rapports entre parents et jeunes

L'élevage du poussin dure cinq semaines environ. Il commence au nid et se termine au moment de l'émancipation. Il comporte deux phases bien distinctes : la première, d'une durée de 17 à 18 jours, que l'oisillon passe à l'intérieur d'un nid et qui s'achève par son envol ; la seconde, où tout en continuant d'être nourri par ses parents, il commence à vivre sans eux, grâce à l'acquisition d'une thermorégulation satisfaisante et d'un plumage suffisant pour voler. L'émancipation se produit quand il a achevé la croissance de ses plumes et est devenu capable de vivre par lui-même, sans recevoir d'aide extérieure.

Le bec des oisillons dès la naissance, est décoré, aux commissures, de « perles » blanches et bleues. Brillantes les premiers jours, elles perdent peu à peu de leur éclat : le blanc se salit et le bleu se ternit. En même temps, elles diminuent de taille ; encore visibles à l'indépendance, elles disparaissent complètement peu après. Le bec lui-même acquiert graduellement sa couleur rose définitive qui se développe à partir de la base. La voûte du palais est ornée de dessins d'un bleu profond ressortant d'autant mieux qu'ils se trouvent placés sur un fond d'un blanc pur. Ces dessins sont au nombre de trois disposés en croissant ; le dessin central est légèrement plus petit que les autres. Ils sont entourés par le noir de la pointe du bec, le blanc et le bleu des perles et le rose clair de la gorge. La langue est, à sa partie terminale, d'un jaune vif. Cette description a été faite sur un oiseau vivant, car les couleurs se modifient rapidement après la mort. Elle a déjà été donnée par divers auteurs (Neuzig, 1929 ; Friedmann, 1960). Les variations de ces dessins, d'une espèce à l'autre, ont conduit Steiner (1960) à les utiliser dans sa classification.

a) Comportement pendant la période au nid

1) Fréquence des nourrissages

Les deux parents nourrissent leurs jeunes par régurgitation. Le nourrissage commence aussitôt après la naissance du poussin.

[Le 25 février 1963, un premier poussin né au cours de la matinée est nourri à 14 heures 55, 16 heures 10, 17 heures 15 et 18 heures 10 ; un autre poussin né dans ce même nid très tôt le matin du 27 février a déjà dans le jabot quelques graines au milieu de la matinée.]

Le nombre de visites journalières passe par un maximum entre le 10^e et le 15^e jour du poussin pour diminuer les deux derniers jours qui précèdent l'envol : c'est ce qui ressort de nos observations faites en février 1963 sur un nid construit dans une haie de *Prosopis*, puis complétées sur d'autres nids surveillés au moins une demi-journée d'affilée. Elles sont données dans le graphique 16. Le maximum noté à partir du dixième jour s'explique facilement par les besoins accrus des poussins ; quant à la diminution avant l'envol, elle a déjà été constatée chez d'autres oiseaux. Certains (d'après Welthy, 1963) pensent que les parents, en affamant de cette façon leurs jeunes provoqueraient leur départ du nid.

Les parents, dans les premiers jours de la vie de leurs poussins, continuent de les couvrir, tout en commençant à les nourrir. Il en résulte que le rythme des visites est encore celui tenu pendant l'incubation et qu'il y a toujours relève d'un partenaire par l'autre. Le nid 141 en fournit un bon exemple :

Les observations furent faites le 20 mars 1964 alors qu'un premier œuf venait d'éclore et le 21 mars 1964 où un deuxième était éclos.

Le 20 mars 1964 :

- 7 h. 30 : début d'observation ;
- 8 h. 45 : le mâle entre dans le nid que la femelle avait quitté avant mon arrivée ;
- 9 h. 20 : la femelle relaie le mâle ;
- 10 h. 15 : le mâle relaie la femelle ;
- 11 h. 25 : la femelle relaie le mâle ;
- 12 h. 00 : arrêt des observations.

Le lendemain, 21 mars 1964 : les deux partenaires continuèrent à se relayer, sans respecter exactement le même horaire que la veille :

- 7 h. 30 : début des observations ; le mâle est déjà sur le nid ;
- 8 h. 30 : relève du mâle ;
- 9 h. 30 : relève de la femelle par le mâle ;
- 10 h. 30 : relève du mâle par la femelle ;
- 12 h. 00 : relève de la femelle par le mâle qui cherchait depuis une demi-heure à entrer dans son nid, mais en était empêché par la présence inhabituelle d'une Africaine dans la hutte où était construit son nid.

Un exemple semblable est donné par cette autre observation :

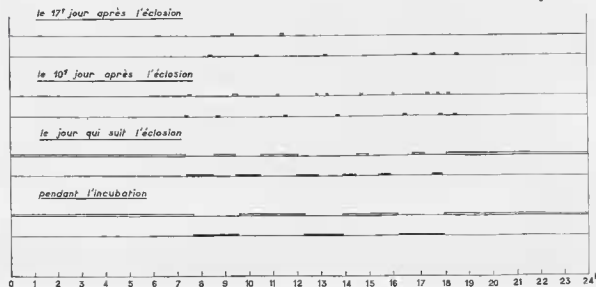
Deux poussins d'Amarante, âgés de deux jours environ, continuaient d'être couvés par leurs parents qui les nourrissent quatre fois dans l'après-midi du 8 décembre, entre 14 et 18 heures 30, et quatre fois dans la matinée du lendemain entre 7 heures 30 et 13 heures.

Trois ou quatre jours après l'éclosion du premier œuf, les parents commencent à diminuer dans la journée le nombres d'heures de présence sur le nid.

— Séjour de la femelle sur le nid
— Séjour du mâle sur le nid

ACTIVITE DES PARENTS AMARANTES SUR LE NID
PENDANT L'INCUBATION DES ŒUFS ET L'ÉLEVAGE DES JEUNES

Fig. 16



Trois jours après l'éclosion du premier œuf, un 28 février, les faits suivants furent notés :

- 7 h. 30 : la femelle a déjà quitté le nid où elle a passé la nuit ;
- 8 h. 00 : le mâle arrive et s'en va à 8 h. 25 ;
- 8 h. 30 : la femelle hésite à pénétrer dans le nid et s'y décide à 8 h. 35 ;
- 9 h. 50 : le mâle est dans le nid et laisse la place à la femelle ;
- 10 h. 20 : il n'y a plus de parent sur le nid ;
- 11 h. 00 : la femelle reste sur le nid et attend, pour partir, que le mâle arrive à 11 h. 20 ; il part peu après.
- 12 h. 00 : la femelle revient et repart aussitôt ;
- 13 h. 00 : elle revient et entre dans le nid ; elle y reste jusqu'à l'arrivée du mâle à 14 h. 35 ;
- 15 h. 15 : la femelle revient, puis repart aussitôt ;
- 16 h. 30 : le mâle revient ;
- 17 h. 00 : la femelle entre dans le nid et repart aussitôt ;
- 17 h. 50 : le mâle entre dans le nid et ressort peu après ;
- 18 h. 20 : la femelle entre dans le nid et y reste pour la nuit.

Pendant toute la semaine qui suit l'éclosion, les poussins sont couvés la nuit par la femelle. Celle-ci arrive tard sur le nid pour distribuer la becquée avant de s'installer pour dormir :

[Dans le nid 141 où l'éclosion du premier œuf a eu lieu le 25 février, la femelle a passé les nuits jusqu'au 4 mars ; de même dans le nid 270, où le premier œuf a éclos le 20 février, la présence de la femelle, la nuit, a été constatée jusqu'au 26 février.]

— *Une fois leurs poussins âgés d'une huitaine de jours, les parents viennent les nourrir à tour de rôle et repartent aussitôt après ; l'examen de leur horaire ne permet toutefois pas d'établir de règle générale.*

Certes, ils cherchent à donner la becquée tôt le matin à leurs poussins qui sont affamés et le soir le plus tard possible avant la tombée de la nuit ; mais dans la journée, ils se succèdent à une cadence variable d'un jour à l'autre, et d'un couple à l'autre. Habituellement, le mâle ne vient pas en même temps que la femelle ; ils ne s'attendent pas davantage pour entrer dans le nid ou en repartir.

Si, d'ordinaire, ce sont les deux parents qui viennent nourrir, il nous est arrivé d'observer le nourrissage par la seule femelle :

[*Le 4 mars 1963*, une femelle, curieusement, assura presque seule le nourrissage de deux poussins de Combassou âgés de 6 jours, et augmenta le rythme de ses visites ; le lendemain, toutefois, le mâle de nouveau apporta son aide : elle vint 9 fois dans la journée et lui seulement 3.

— *Le 28 février 1762*, une nichée de 4 Amarantes fut nourrie par la femelle seule 6 fois dans l'après-midi (14 h. 52 ; 15 h. 31 ; 16 h. 21 ; 17 h. 04 ; 18 h. 04 ; 18 h. 35) et 7 fois dans la matinée du lendemain (7 h. 40 ; 8 h. 30 ; 8 h. 57 ; 9 h. 22 ; 9 h. 58 ; 10 h. 49 et 12 h. 09), soit 13 fois entre 14 heures d'un jour et le lendemain 12 h. 30. La femelle assura donc le même rythme de nourrissage que celui suivi par les deux parents lorsqu'ils nourrissaient. Ces jeunes, bagueés, prirent l'envol et furent capturés quelques temps après. Il semble qu'ils n'aient pas eu à souffrir de ce mode de nourrissage.

— *Le 31 mars 1962*, dans un nid bâti dans la toiture d'une case, 2 poussins d'Amarante et 1 de Combassou furent nourris 4 fois dans la matinée (8 h. 33 ; 9 h. 45 ; 10 h. 45 et 11 h. 45) par la femelle, tandis que le mâle demeurait au pied du nid picorant à terre. Ces jeunes furent également contrôlés après l'envol.]

Toutes ces observations limitées ne permettent pas de conclure à la possibilité de l'élevage par un seul des deux parents ; peut-être s'agissait-il là d'une défection temporaire due à des causes mal précisées.

En conclusion, la fréquence des visites des parents au nid est faible, comparée à celle d'autres espèces de poids comparable, mais de régime alimentaire différent. Dès sa naissance, en effet, l'Amarante est granivore, bien qu'il puisse être nourri accidentellement d'Insectes, comme il sera dit dans un prochain paragraphe. Les Insectes paraissent par contre indispensables aux jeunes nés en volière ; tant que leur nourriture resta uniquement composée de petites graines, nous ne pûmes en élever aucun.

Du jour où nous nous mîmes à leur donner des Termites (*Trinervitermes* sp.), ils eurent une croissance normale, semblable à celle des *Amarantes* sauvages.

Précautions prises par les parents : avant d'entrer au nid, le parent scrute attentivement les alentours ; il se dresse sur les pattes, regarde en haut, en bas, à droite, à gauche, s'attarde, manifestant sa nervosité par des mouvements répétés de la queue. En même temps, il s'annonce par ses cris de cohésion et d'excitation et commence à régurgiter : pour cela, il opère chaque fois plusieurs mouvements de torsion du cou qui font remonter les graines dans le bec... Peu à peu, il se rapproche de son nid, et, en absence de tout danger, y pénètre. S'il ne reste pas pour couvrir, il s'en va rapidement, toujours d'une façon très discrète, et enfin disparaît.

D'ordinaire, le changement de parent, au début de l'élevage des poussins, se fait sans difficulté, mais il arrive parfois qu'un des partenaires veuille absolument nourrir et bousculer l'autre.

[Le 27 février 1963, à 13 heures 55, le mâle en entrant dans son nid où étaient un poussin de trois jours et deux d'un jour, dut aussitôt en assurer la police, car une bataille entre deux *Amarantes* se déroulait juste au-dessus de lui. Il sortit donc le corps à moitié du nid, puis y rentra tout en restant aux aguets. Une fois le danger passé, il commença à nourrir, puis s'arrêta un moment, comme font habituellement les parents au début de l'élevage. Survint alors la femelle qui se percha juste devant l'entrée du nid ; le mâle, la voyant tira sur lui deux plumes qui le cachèrent complètement à sa vue. Elle disparut, et lui se remit à donner la becquée. A 14 heures 25, elle revint, s'annonça en criant et se posa immédiatement à l'entrée du nid où la croisa le mâle qui avait eu à peine le temps de se dresser pour s'en aller.]

La façon de donner la becquée varie avec l'âge du poussin, comme l'illustrent les observations suivantes :

Pour nourrir un jeune d'un jour, le parent s'entoure de nombreuses précautions :

[Sur le nid n° 141, par exemple, à 10 heures, arriva la femelle qui commença à donner la becquée, puis elle se mit à couvrir ; à 10 heures 30, elle recommença à nourrir et s'en alla peu après. A 12 heures, elle revint au nid, s'y installa, chercha le bec de son jeune d'abord à droite, puis à gauche où elle le trouva. Elle le nourrit en s'y reprenant 20 fois. A chaque arrêt, elle jetait un coup d'œil à l'extérieur ; inquiète, elle sursautait au moindre bruit. A 13 heures 55, de nouveau elle revint : il lui fallut 7 minutes pour nourrir.]

Quand les poussins ont une huitaine de jours, ils ont suffisamment grandi pour qu'on voit apparaître la tête au-dessus du bord de la coupe et qu'on les entende répondre distinctement aux cris lancés par leurs parents quand ils approchent du nid ; la becquée est donnée rapidement et le parent s'en va aussitôt après. Enfin, la veille du départ, le nourrissage a lieu sur le bord de la coupe ; les jeunes répondent avec insistance aux cris de leurs parents, ils les harcèlent, se penchent à leur bec ; c'est déjà l'attitude d'un jeune demandant la nourriture après le départ du nid.

Les parents ne nourrissent pas toujours tous leurs poussins à chacune de leurs visites. Ce cas se présente surtout le matin, soit que les parents viennent au nid peu après le lever du soleil sans avoir eu le temps nécessaire pour ramasser suffisamment de graines, soit que les jeunes qui n'ont pas été nourris depuis la veille au soir soient si affamés que le premier nourri épuise la provision apportée par le parent.

Aux exemples donnés dans le tableau 43, on peut ajouter celui-ci :

[A 8 heures du matin, heure à laquelle commencèrent les observations, le 28 février 1962, un des 4 oisillons avait déjà été nourri ; à 8 heures 57, après une troisième visite, trois des quatre oisillons étaient nourris ; à 9 heures 58, après deux autres visites, le jabot de l'un de ceux précédemment nourris était de nouveau vide ; les trois autres pleins et l'un d'eux distendu. Ces oisillons pesaient entre 4,5 g et 5,5 g.]

2) Modalités de nourrissage

La posture adoptée par les oisillons pour demander la becquée est typique : les pattes fléchies l'oisillon s'incline en sorte que la base du cou vienne en contact avec le sol tandis que la queue est dirigée vers le haut. Tout en maintenant cette posture, le jeune *Amarante* effectue une torsion du cou de 180° et présente le bec vers le haut.

Dès sa naissance, le jeune appelle : son *cri*, formé d'une seule note, aiguë et brève, est spécialement audible quand le nouveau-né est affamé — par exemple, quand il est le dernier d'une couvée comprenant déjà un ou plusieurs Combassons. Puis ce cri s'enrichit d'une deuxième note pour devenir un « zet — tek ». Comme les oisillons d'une même nichée demandant la becquée ne sont jamais à l'unisson, il en résulte une cacophonie d'autant plus bruyante que le parent tarde à nourrir. Nicolaï (1964), qui en a établi le spectrogramme, conclut que le « zet » est semblable au cri d'excitation et qu'il est immédiatement suivi du « tek » ; que la pause séparant ces deux syllabes de deux autres est habituellement constante, mais devient évidemment plus courte lors d'une grande excitation.

TABLEAU 43

ETAT DES JABOTS DE QUELQUES POUSSINS DE *LAGONOSTICTA SENEGALA*

D'UNE MEME NICHEE

Date et heure de l'observation	Poussins	Poids des oisillons (g)	Etat des jabots
26/3/64 à 8 heures	1er	3,0	idem
	2ème	2,0	plein
			NB. à 9 h. les 2 jabots seront pleins
4/1/64 à 9 heures	1er	3,5	plein
	2ème	4,0	vide
	3ème	4,5	plein
	4ème	6,0	plein
2/3/64 en début de matinée	1er	5,0	vide
	2ème	4,0	arrondi
	3ème	5,0	vide
	4ème	6,0	quelques graines
28/10/63 à 10 heures du matin	1er	5,0	un peu rempli
	2ème	5,0	un peu rempli
	3ème	6,0	très rempli
	4ème	5,0	vide
Même nichée le 30/10/63 à 10 heures du matin	1er	5,5	vide
	2ème	6,0	très rempli
	3ème	6,5	un peu rempli
	4ème	6,5	vide
4/11/63 à 17 h 30	1er	6,0	bien rempli
	2ème	6,5	rempli
7/12/63 à 8 heures	1er	6,5	vide
	2ème	5,0	distendu
	3ème	6,0	vide
	4ème	5,0	distendu

La technique de nourrissage des parents est particulière aux Estrilidés. Le temps qu'un parent garde son bec dans celui de son jeune est particulièrement long ; un mouvement pompant de l'oesophage lui permet, en effet, de faire passer les graines en une seule fois directement de son jabot à celui de son jeune, alors que chez les autres Passereaux, les parents nourrissant par régurgitation sont continuellement obligés de s'interrompre pour faire remonter d'abord dans le bec les grains qu'ils destinent à leurs jeunes, (Nicolaï, 1964).

Dans la nature, les Amarantes juvéniles, en attendant leur becquée, se groupent en demi-cercle devant leur parent : l'un deux s'approche de lui, est longuement nourri, puis est renvoyé ; il doit s'éloigner légèrement pour laisser la place à un deuxième oisillon qui n'avait cessé de crier pendant le nourrissage du premier ; de nouvelles tournées auront lieu tant que le parent aura quelque chose à donner.

3) *Reconnaissance réciproque des parents et de leurs jeunes.*

Dès les premiers jours de l'élevage, les poussins semblent reconnaître les cris de leurs parents, comme le suggère l'observation suivante :

[Dans un grand hangar, deux nids étaient construits à une hauteur de trois mètres environ et une distance d'un mètre : il y avait dans l'un (nid 20) 3 *Amarantes* prêts à s'envoler et dans l'autre (nid 22), trois poussins âgés de cinq jours environ. Le matin du 28 novembre 1959, les parents du nid 20 arrivèrent ensemble et pendant deux heures multiplièrent leurs cris pour inciter les jeunes à prendre l'envol. Ceux-ci leur répondirent en criant eux-mêmes. Les poussins du nid 22 restèrent par contre sourds à ces bruits, mais se mirent à appeler dès qu'ils entendirent les cris de leurs parents.]

4) *Soins de propreté du nid : Les parents ne retirent pas du nid les fèces de leurs poussins qui s'accumulent au fur et à mesure à l'intérieur et qui, en se desséchant rapidement, se transforment en petites billes dures et grisâtres : un nid d'*Amarante* ne sent jamais mauvais et on ne se salit pas les mains en y touchant. En fin d'élevage, les fèces sont si nombreux qu'ils cachent complètement les plumes en y touchant. Il y en a d'autres dans les parois. Leur présence ne semble pas gêner la croissance des poussins, ni le comportement des couples reproducteurs. Certains même nichent dans un nid qui a déjà servi et qui en est par conséquent tapissé. Ou se souvient à ce propos que la mortalité des couvées élevées dans ces nids est très inférieure à celle observée dans ceux servant pour la première fois. Il faut donc en conclure qu'aucune faune dangereuse pour les oisillons ne se développe à la faveur de ces excréments.*

5) *Comportement du couple devant un nid déplacé ou détruit.*

[Les parents n'abandonnent pas toujours un nid quand sa construction est modifiée :

Devant une hutte traditionnelle était suspendu, à une hauteur de 1,50 environ, le harnais d'un âne. Recouvert d'un tas de chiffons, au milieu desquels était construit un nid. Il contenait une ponte de quatre œufs d'*Amarante* que nous surveillions attentivement, car c'était la quatrième déposée par le même couple depuis le début de la saison de reproduction ! Aussi, le 29 mars 1964, nous fûmes désagréablement surpris de constater que tous les chiffons avaient été enlevés. Cependant, ni la coupe du nid, ni les œufs proches de l'éclosion n'avaient été touchés. En dépit de ces bouleversements, les parents continuèrent de couvrir ; puis, les œufs une fois éclos, les jeunes furent correctement nourris, et prirent l'envol.]

Le déplacement d'un nid ne provoque pas nécessairement son abandon.

Le fait que des parents puissent retrouver leurs poussins tombés à terre ou à plusieurs mètres de l'endroit où ils avaient l'habitude de les nourrir montrerait qu'ils savent déjà les reconnaître à leurs cris.

[Le 2 mars 1965, nous fûmes surpris de trouver un nid, construit à 2,50 m de hauteur, vide, alors qu'il aurait dû normalement contenir un poussin de Combassou, né le 20 février, et deux poussins d'*Amarante* nés le 21. Toutefois, les cris caractéristiques de jeunes demandant la becquée nous incitèrent à chercher à terre : nous y découvrimmes, blotti contre le Combassou déjà bien emplumé, un poussin d'*Amarante* tandis que l'autre était caché sous un lit. Le 4 mars, un des *Amarantes* avait disparu, mort vraisemblablement, mais l'autre et le Combassou, toujours à terre, étaient en parfaite santé et avaient donc été correctement alimentés.

Dans la deuxième quinzaine de novembre 1960, un couple d'*Amarantes* établit son nid dans un pantalon suspendu à un clou à une hauteur de 1,50 m environ. Grâce à la gentillesse de son propriétaire africain, le pantalon ne fut pas déplacé. A la fin de l'élevage, les trois poussins de Combassou qu'il contenait, glissèrent par une jambe et tombèrent à terre sans se blesser. Réfugiés dans un coin obscur du garage, ils continuèrent d'être nourris par leurs parents qui avaient réussi à les retrouver, en se guidant vraisemblablement sur leurs cris.

L'exemple le plus étonnant que nous en ayons observé fut celui d'un nid placé sous le tableau de bord d'une Jeep en réparation dans un garage. Il contenait quatre œufs pondus entre les 1^{er} et 4 février 1961. Le jour de leur éclosion, cette voiture fut déplacée de quelques mètres. Après ce changement,

les jeunes furent encore nourris, car là aussi les parents étaient parvenus à repérer rapidement le nouvel emplacement de la voiture... Au milieu de l'élevage, le 26 février, elle fut, de nouveau poussée dans un autre coin du garage ; les parents réussirent à la découvrir assez vite pour que les jeunes soient nourris à temps.]

La destruction d'une nichée perturbe toujours beaucoup le comportement des parents.

[Le 8 décembre 1963, un nid, construit dans le chaume d'un toit, abritait deux poussins d'Amarante et un de Combassou âgés d'une dizaine de jours environ. Le lendemain matin, il était vide ; les corps des oisillons, tombés à terre, étaient inanimés. A 8 heures 15, la femelle arriva, bientôt suivie du mâle. Leurs cris étaient inhabituels, ils s'approchaient du nid mais n'y entraient pas ; ils retournaient à terre, prenaient en chasse la femelle du nid voisin qui venait nourrir ses jeunes ; ils retournaient en direction du nid, hésitaient à y entrer, volaient vers d'autres perchoirs ; de nouveau, ils se présentaient à l'entrée du nid, puis disparaissaient. Ils revinrent plus tard et renouvelèrent les mêmes démarches hésitantes. Enfin, à 9 heures 25, la femelle se décida à pénétrer dans son nid d'où elle ressortit bientôt après en lançant un cri prolongé, aigu et plaintif qu'elle répéta plusieurs fois... Le mâle prit en chasse le mâle du nid voisin qui revenait, puis une femelle d'*Hypochera chalybeata* qui tentait de visiter son nid ; il s'en approcha, avec sa partenaire, mais n'y entra jamais : tous deux partirent à 10 heures 03. A 10 heures 25, le couple se rapprocha du nid, à 10 heures 40, entra la femelle qui en ressortit aussitôt. Elle resta dans la hutte jusqu'à 11 heures 17, lança son cri plaintif et s'en alla ; de retour à 11 heures 20, elle vola à proximité de son nid et cria encore... Son partenaire revint. Elle le regarda, et, se plaçant face à lui, commença à lui becqueter les plumes de la tête. Elle fit ensuite deux pas, commença à tourner autour de lui, mais bientôt s'arrêta et tous deux s'envolèrent hors de notre vue. Avant la fin des observations, à 13 heures, la femelle retournait une nouvelle fois à son nid.

Un nid bâti dans le fût d'un Palmier contenait trois poussins d'Amarante proches de l'envol, qui furent mangés dans la nuit du 23 octobre 1964 par une Genette. Le lendemain matin, les parents répétaient devant le nid vide les mêmes vols inquiets, montrèrent les mêmes hésitations à pénétrer dans le nid que les parents de la nichée précédente. En outre, ils revinrent, à l'heure où devait avoir lieu le premier nourrissage de la journée, les quatre matins qui suivirent la disparition de leurs jeunes.

Un autre nid fut aussi visité le soir à 18 heures par les parents dont les jeunes proches de l'envol avaient disparu dans la nuit précédente.]

La première manifestation d'inquiétude des parents, quand ils s'approchent du nid, est vraisemblablement provoquée par l'absence de réponse aux cris d'appel qu'ils émettent à ce moment.

Cette habitude de revenir au nid dans les jours qui suivent la disparition des jeunes peut être bénéfique pour l'Amarante, comme le montre l'observation suivante :

[Dans la matinée du 15 janvier 1966, nous prélevâmes dans une butte africaine un nid en coupe contenant 4 Amarantes âgés d'une dizaine de jours et nous les remis en place le lendemain à la même heure... Trois jours après, nous retournâmes sur les lieux pour constater que les jeunes étaient toujours vivants et avaient une croissance normale.]

Pendant la période d'élevage des poussins au nid, le comportement de l'Amarante est semblable à celui de trois espèces vivant en Australie : *Bathilda ruficauda*, *Neochmia phaeton* et *Chloebia gouldiae*, lesquels ne couvent plus leurs jeunes la nuit passé le neuvième jour, à la différence des autres espèces où les deux parents couchent dans le nid jusqu'à l'envol de leurs jeunes (Immelmann, 1962). Chez les espèces africaines appartenant au genre *Uraeginthus*, *U. bengalus*, *U. angolensis*, *U. cyanocephalus*, qu'a étudiées en volière Goodwin (1965), la femelle cesse habituellement de passer la nuit dans le nid à partir du 13^e jour. Il en résulte que les jeunes sont laissés seuls pendant un temps appréciable, pouvant atteindre quatorze heures, car leurs parents doivent les abandonner avant le coucher du soleil s'ils veulent trouver une place pour dormir (Immelmann, 1962).

6) Croissance et régime de l'oisillon :

A la naissance, le poussin d'Amarante est très petit : il pèse environ la moitié d'un gramme. Sa peau est jauno orangé, plaquée d'un duvet blanc ; le bec noir est décoré de boules bleues et blanches aux commissures et le palais porte des marques bleues.

La demande de nourriture est malhabile : bien que s'appuyant sur les ailes et les pattes, il ne peut encore soulever l'abdomen si bien que la base du cou touche encore le nid, le cou lui-même est dressé verticalement, agité d'un mouvement pendulaire, mais bientôt, il retombe. On l'entend déjà pousser quelques cris.

Dans les jours qui suivent, le duvet se décolle et continue à pousser ; peu avant l'envol, les touffes occipitales atteignent une longueur maximum de 7 millimètres et tombent habituellement avant le départ du nid.

Le troisième jour qui suit la naissance, le corps de l'oisillon garde encore la position enroulée qu'il avait dans l'œuf ; sous la peau dont la couleur fonce et vire au mauve, les papilles des rémiges apparaissent en noir sous l'épiderme, la fente des yeux se dessine.

Le cinquième jour, qui suit la naissance, l'oisillon a pris quelque force : il soulève complètement le cou sans l'appuyer à un support, mais il s'aide encore des ailes pour garder l'équilibre ; la fente des yeux et l'orifice auriculaire sont ouverts ; il lève et baisse maladroitement les ailes. Les tuyaux des rémiges et des rectrices commencent à percer la peau ; ceux des primaires mesurent quelques millimètres ; ceux des rectrices pointent seulement ; la ptérylose se dessine sous la peau sur tout le corps, sauf à la tête qui reste nue.

Le septième jour, l'oisillon tient encore mal la tête,

Le neuvième jour, l'oisillon tient bien la tête et il se déplace ; par exemple, il quitte le plateau de la balance sur lequel nous l'avons posé pour le peser. Les barbes apparaissent aux tuyaux des rémiges et à la tête sortent les tuyaux.

Le onzième jour, toutes les plumes du corps, à l'exception de celles de la tête, ont des barbes ; les tuyaux des sus-caudales sont nettement teintés de rouge. Ce caractère a une grande importance, car c'est le seul moyen sûr de distinguer un Amarante d'un Combassou quand tous deux sont élevés ensemble dans un nid.

Le douzième jour, les premières barbes des plumes de la tête apparaissent, tandis que celles de toutes les autres plumes poursuivent leur croissance.

Le treizième jour, l'instinct de fuite apparaît, un oisillon que l'on touche risque de quitter son nid mais il le regagne ordinairement après.

Le quatorzième jour, tout le corps de l'oisillon, à l'exception de la tête, est emplumé ; son comportement est celui d'un oisillon ayant quitté le nid.

Le dix-septième ou le dix-huitième jour, les oisillons s'envolent, ils pèsent 7 grammes, environ.

Le poids de l'oisillon augmente régulièrement jusqu'au douzième jour puis reste à peu près stationnaire jusqu'à l'envol (fig. 17).

Il existe toujours entre les oisillons d'une même nichée qui naissent à quelques heures de distance une légère différence de poids et de développement décelable dès les premiers jours :

[Ainsi, vers le 6^e jour, la fente des yeux s'ouvre seulement chez le plus jeune de la nichée alors que l'œil est parfaitement ouvert chez le plus âgé et que l'on trouve les stades intermédiaires chez les autres poussins de la nichée. Dans les jours qui précèdent l'envol, les juvéniles sont inégalement emplumés. Il arrive parfois que les deux plus âgés commencent à voler, tandis que le troisième éprouve la plus grande difficulté à le faire. Le plus faible présente un sérieux handicap et risque de mourir en cours d'élevage.]

Le poussin d'Amarante passe au nid le même nombre de jours que les oisillons des autres espèces africaines d'Estrildidés. L'envol, toutefois, a lieu chez celles-ci un peu plus tôt que chez les espèces australiennes.

Régime alimentaire : Le régime alimentaire du poussin au nid est essentiellement *granivore* : si on examine le jabot d'un oisillon vivant, on y voit, grâce à la transparence de la peau, un grand nombre de petites graines. Ce premier examen ne permet toutefois pas d'affirmer qu'il n'y a aucune proie animale. C'est pourquoi plusieurs nichées furent sacrifiées, le soir, après le dernier nourrissage des parents, au moment où les jabots sont remplis au maximum.

Leur analyse montre qu'il n'y a d'ordinaire que de petites graines de graminées, même chez les poussins élevés dans les villages africains où il semblerait pourtant que des brisuros de riz seraient plus à la portée des parents, surtout au mois de mai où les graines se raréfient. Il arriva pourtant de trouver quelques jabots contenant des insectes. Ils constituent des exceptions.

COURBE PONDERALE D'UNE NICHEE DE 4 POUSSINS

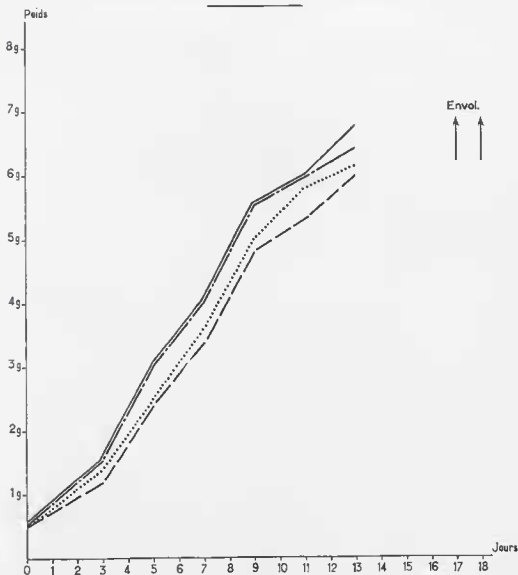


Fig. 17

[Ainsi, une nichée tuée le 22 septembre, avait reçu uniquement des graines, tandis que celle tuée le 30 septembre avait reçu, en poids frais, autant de graines que d'insectes. Ceux-ci étaient tous très petits à l'exception de quelques Chenilles.

Dans les jabots d'une autre nichée, celle du 27 novembre, il y avait aussi des insectes, mais si petits et au nombre de 2 seulement qu'ils avaient été vraisemblablement picorés en même temps que les graines par un pur hasard.]

La différence essentielle qui existe au cours de la saison de reproduction dans le régime alimentaire des poussins réside dans l'état d'hydratation des graines qui est évidemment plus important à la fin de la saison des pluies que plus tard. Il ne semble pas que les modifications d'alimentation qui résultent de la maturation plus ou moins parfaite des graines affectent la croissance du poussin.

La quantité de nourriture apportée quotidiennement par les parents à leurs jeunes est un autre aspect du problème de l'alimentation des jeunes. Il est assez difficile à résoudre chez l'Amarante, car le nourrissage s'y fait par régurgitation et la taille des poussins est si petite dans les jours qui suivent la naissance que leur manipulation est des plus délicates et rend inapplicables les techniques habituellement employées.

Nous avons donc cherché à tourner la difficulté en mesurant le poids de nourriture apporté par les parents à chacune de leurs visites au nid, puisque le nombre de visites qu'ils rendent par jour est connu par les observations faites pendant l'élevage au nid. Or, quand un parent arrive au nid, son jabot est plein et son contenu sera entièrement distribué aux jeunes. Il faut donc tuer quelques individus se trouvant dans cet état : deux femelles remplirent ces conditions, l'une tuée à 9 heures le 1^{er} septembre et l'autre, à 18 heures le 12 octobre, mêmes dates à quelques jours près que nous choisissons pour sacrifier les poussins au nid. Les jabots des femelles contiennent respectivement 369 et 371 graines. Ces dernières, fraîches, pèsent au total 0,5 gramme, soit le quatorzième environ du poids de l'oiseau. Le poids moyen sec de l'une d'elles est de 0,74 mg et il est semblable à celui trouvé pour les graines contenues dans les jabots des poussins à la même date.

Si l'on retient le chiffre moyen de 370 graines et si l'on adopte une moyenne de 14 voyages au nid par jour, les parents distribuent dans la journée un total de 4 880 graines ; si le poids sec de l'une d'elles est de 0,74 mg, leur poids total est égal à 3,6 grammes. Quand la nichée est composée de 3 jeunes, chacun d'eux recevra 1,3 grammes de nourriture en poids sec par jour. Les résultats donnés par cette méthode restent toutefois très contestables et viennent d'être critiqués par Royama (1966).

En dépit de l'approximation de ces chiffres, ceux-ci révèlent l'activité déployée par les parents pour nourrir leurs jeunes. On comprend pourquoi ils doivent installer leur nid à proximité de terrains riches en graines.

b) Comportement à l'envol et après

1) Modalités du départ

L'envol a lieu habituellement 17 à 18 jours après la naissance du premier poussin d'Amarante, mais il peut être avancé de vingt-quatre heures et davantage ou s'échelonner sur plusieurs jours si la nichée comprend des poussins de Combassou.

Deux jours avant l'envol, les parents commencent à rationner la nourriture de leurs jeunes en diminuant le nombre de leurs visites, et le soir qui le précède, ils ne leur apportent plus rien.

[Le 4 février 1965, 2 poussins d'Amarante pris sur leur nid à 18 heures et tués aussitôt, avaient un jabot vide, alors que tous les jabots prélevés à la même heure sur des oisillons plus jeunes étaient pleins. La mensuration de leur aile (4 cm) et l'état de leur plumage indiquaient qu'ils étaient prêts à quitter le nid.]

Le jour de l'envol, les deux parents, arrivés ensemble près du nid, vont et viennent continuellement entre le sol et l'entrée, tout en multipliant leurs cris auxquels leurs poussins répondent en criant aussi.

[Le 28 novembre 1959, une nichée de 3 Amarantes était prête à s'envoler : les parents s'approchèrent de leur nid, et, sans y pénétrer, commencèrent à appeler leurs jeunes qui leur répondirent ; ils multiplièrent leurs vols de l'entrée du nid au sol. Enfin, au bout de deux heures, les oisillons s'envolèrent.]

Le 12 février 1963, c'était le départ de deux Combassous d'un nid placé dans une haie de *Prosopis*.

Déjà, la veille, les parents et les poussins avaient échangé davantage de cris que les jours précédents. A proximité de leur nid, les adultes tardaient à entrer, s'arrêtant sur un perchoir, puis un autre en criant continuellement. Dès qu'ils entendaient les appels, les jeunes se mettaient à crier et ne cessaient qu'une fois nourris. Après avoir reçu la becquée, ils s'agitaient, se dressaient sur leurs pattes, essayaient leurs ailes et passaient la tête à l'extérieur.

Le 12 février, les parents entraînaient au nid de temps en temps pour nourrir, mais leur principale activité consistait à rester dans son voisinage et à répéter les mêmes cris auxquels répondaient les pou-

sins. A 10 heures 40, l'aîné des Combassous sortit à demi le corps du nid, agita les ailes, mais ne se risqua pas encore à voler. Il se lança au début de l'après-midi et son cadet, peu avant le coucher du soleil. Leurs parents adoptifs les conduisirent à quelques mètres de là, dans une épaisse haie de *Prosopis*, pour y passer la nuit.

Le 10 mars 1965, quatre *Amarantes* quittèrent simultanément leur nid construit à une hauteur de 2,50 m environ sur la poutre d'une charpente. Peu après le lever du soleil, à 7 heures 20, leurs parents arrivèrent ensemble alors qu'ils venaient précédemment l'un après l'autre : ils étaient très agités, appelaient, volaient du sol à l'entrée du nid ; leurs jeunes répandaient sur une cadence de plus en plus rapide ... Puis, l'un d'eux se hasarda, quitta le nid et se posa à terre. Aussitôt, il fut entouré par ses parents qui, tout en continuant de crier, le conduisirent à quelques mètres de là pour le cacher dans l'herbe. Lui sautillait plus qu'il ne volait et suivait difficilement. Les autres oisillons, à peu d'intervalle, en firent autant. A 8 heures 45, le nid était vide et la nichée rassemblée était à l'abri des regards.]

Les jours qui suivent l'envol, les juvéniles sont difficiles à trouver.

[Dans une volière où deux jeunes avaient quitté leur nid le matin à 8 heures, nous eûmes toutes les peines du monde l'après-midi pour les retrouver sur la branche d'un arbrisseau planté là. Dans les huttes, les oisillons se cachent dans les chaumes des toits ou bien se blottissent dans les coins qui y sont toujours obscurs.]

Les modalités de l'envol des *Amarantes* juvéniles sont semblables à celles d'autres Estrildidés et de plusieurs Passereaux. Par leurs cris et leurs vols répétés, les parents cherchent, semble-t-il, à attirer les jeunes à l'extérieur.

L'envol peut être avancé d'un ou de plusieurs jours si on touche un nid en fin d'élevage sans prendre assez de précautions.

[Le 4 janvier 1965, en visitant un nid placé dans la toiture d'un préau, nous fîmes se sauver le seul Combassou qui y était élevé. A peine eut-il le temps de sortir qu'un chat sauta sur lui pour n'en faire qu'une bouchée!...]]

Mais le sort des nichées dérangées est habituellement plus heureux. Souvent les parents, qui ne sont pas loin, arrivent immédiatement sur les lieux, regroupent leurs jeunes, les appelant, voletant au-dessus d'eux ou se posant à côté d'eux, les entraînant dans un endroit sûr.

Les modalités du départ sont souvent perturbées par la présence, dans la nichée, de *Combassous* : — le départ du nid peut être avancé de plusieurs jours si les poussins du Combassou, naissant avant l'éclosion des œufs d'*Amarante*, restent seuls en fin d'élevage.

Nous observâmes ce cas en 1963 : un poussin de Combassou naquit le 25 février, deux jours avant le premier poussin d'*Amarante* ; l'envol fut avancé de quatre jours.

Si la nichée est mixte et si les jeunes, au lieu d'être tous au même stade de développement, comme cela se fait habituellement, présentent de grandes différences entre eux, dues à l'étalement des naissances et à la croissance plus rapide du parasite, leur départ n'est plus simultané, mais échelonné :

— Le 9 octobre 1961, dans un nid, 4 jeunes d'*Amarante* et 1 de Combassou ; le 12 octobre, un seul d'*Amarante*.

— Le 18 octobre 1961, 2 jeunes de Combassou et 1 d'*Amarante* dans le même nid ; le 19 octobre, 1 Combassou s'envola ; le 21 octobre, l'autre et enfin, le 23, l'*Amarante*.

— Le 22 janvier 1962, une nichée de 3 jeunes d'*Amarante* et 1 de Combassou. Le lendemain, il restait au nid 1 *Amarante* et le Combassou.

— Le 18 novembre 1964, 4 jeunes d'*Amarante* et 1 de Combassou ; ce dernier s'envola le premier si bien que le 20 novembre, les *Amarante* et le 23 novembre, tous les oisillons étaient partis.

— 3 Combassous s'envolèrent le 10 décembre 1964 d'un nid que quittera le lendemain seulement l'*Amarante*.

Ces cas demeurent rares et aucune observation ne permet de savoir comment les parents se répartissent les tâches de nourrissage des poussins déjà envolés et de ceux encore au nid.

Chez les espèces australiennes, à la différence des espèces africaines, le départ des jeunes est échelonné sur plusieurs jours : généralement, deux ou trois jeunes quittent le nid le premier jour, et les autres, le lendemain. Seul, *Taenopygia castanotis* fait exception (Immelmann, 1962) et ressemble, à cet égard, comme à bien d'autres, à *Lagonosticta senegala*.

2) *Reconnaissance auditive et visuelle*

— *Reconnaissance auditive* : parents et jeunes semblent être capables de se reconnaître à leurs cris.

Un parent, guidé par les cris de ses jeunes, parvient à les retrouver, même après plusieurs heures de séparation.

[Plusieurs fois, il nous est arrivé de ne pas baguer immédiatement des juvéniles d'Amarante encore dépendants, capturés dans le jardin de la Station et de les laisser sur notre bureau dans le sac de toile utilisé pour leur transport. Nous insistons tout de suite sur le fait qu'ils étaient *invisibles*. La pièce où nous nous tenions avait habituellement la porte ouverte sur l'extérieur et recevait fort rarement la visite des Amarantes.

Le 26 mars 1964, deux jeunes, caebés dans le sac, commencèrent à crier. Peu après, un mâle en plumage adulte s'approcha de la pièce, en chercha l'entrée, y pénétra et vint voletter exactement *au-dessus* du sac. Nous relâchâmes d'abord le premier qui demanda la becquée qui lui fut aussitôt donné dans la pièce même, puis le second qui agit de la même façon. Ensuite, la famille reconstituée alla se percher sur un arbre voisin.

Le 19 septembre 1964, un jeune, toujours dépendant, fut bague dans la matinée, puis relâché dans le laboratoire, et, *comme il n'en trouva pas l'issue*, il alla se cacher, silencieux, dans un coin. A 15 heures, nous fûmes intriguée par les mouvements d'approche d'une Amarante *femelle* vers cette pièce dont la porte avait été fermée à 12 heures. De l'extérieur, on entendait alors parfaitement bien les cris de famine du jeune captif. Dès que nous ouvrimmes, la femelle, après quelques hésitations, pénétra et fut immédiatement sollicitée par le jeune.]

Les oisillons retrouveraient leurs parents à leurs cris.

[Le 2 mars 1964, à 18 heures 30, donc peu avant l'heure du coucher, deux jeunes encore dépendants picoraient à terre au milieu de nombreux autres Amarantes absorbés par la même occupation. Soudain, ils entendirent un cri auquel ils répondirent immédiatement en prenant le vol dans sa direction. Ils se posèrent auprès d'un mâle en plumage adulte qui les nourrit aussitôt. Nous reconnûmes alors que c'était le père de ces oisillons, car il portait, comme eux, une même bague de couleur à la patte. Or, ils étaient séparés les uns des autres par une haie de *Prosopis*, haute de deux mètres et par une distance de trente mètres environ.]

Les parents sauraient reconnaître à son cri leur jeune au milieu de plusieurs autres.

[Le 8 avril 1964, trois jeunes Amarantes dépendants, mais ne provenant pas de la même nichée, qui étaient enfermés dans un sac, sur notre bureau, appelaient ; de nouveau, un mâle adulte ne tarda pas à entrer et à voler au-dessus d'eux. Cette fois, pour mieux voir qu'elle serait la réaction de cet adulte en face des oisillons, nous relâchâmes les jeunes captifs l'un après l'autre, tout en gardant le parent prisonnier. A notre étonnement, celui-ci répondit seulement à l'appel du premier oisillon libéré et resta sourd aux cris des deux autres ; puis, dès que nous l'autorisâmes à sortir à son tour, il rejoignit le jeune avec lequel il avait échangé des cris. Les deux autres jeunes, qui leur étaient étrangers, s'étaient perchés plus loin.]

Il existerait donc dans ces cris quelques particularités qui permettraient aux nichées de se reconnaître. Ceci est plausible comme le suggère un ensemble de fait rapportés par Marler et Hamilton (1967).

— *Reconnaissance visuelle* : elle joue seulement à très faible distance et dans les jours qui précèdent l'émancipation.

Dès qu'un poussin, qui a quitté le nid depuis quelques jours, voit dans la nature un Amarante se poser près de lui, il commence à faire entendre une série de cris de demande de nourriture. Si ce cri lui est inconnu, l'Amarante continue son chemin et, devant cette indifférence, le poussin cesse peu à peu de crier. Si, au contraire, l'adulte reconnaît le cri d'un des siens, il s'avance un peu vers ce jeune, puis s'arrête et fait quelques mouvements de régurgitation en même temps qu'il change d'attitude : il abaisse la tête et le cou. *Ces gestes* constituent, sans nul doute, pour le poussin, *le déclencheur de la posture de demande*, car dès qu'il les voit, il commence à agiter vivement la tête et à ouvrir largement le bec. Le jabot vidé, le parent se redresse. Souvent, ce changement d'attitude, position inverse de celle précédemment tenue, suffit pour que les poussins espacent leurs cris et leurs gestes.

A la fin de l'élevage, peu avant leur émancipation, il est probable que les poussins ont appris à reconnaître visuellement leurs parents, car dès qu'ils les voient s'approcher d'eux et, bien que les adultes ne fassent plus que très rarement le geste de baisser la tête, ils prennent aussitôt la posture de demande.

Rien n'interdit de penser que cette identification à l'aide d'un stimulus visuel (ou d'un ensemble) puisse avoir lieu à l'intérieur d'une famille puisqu'elle semble bien se faire chez les partenaires d'un même couple.

En volière, Goodwin (1964) a observé un comportement très voisin chez les poussins d'*Uraeginthus angolensis*, *U. bengalus* et *U. cyanocephalus*.

3) Evolution des comportements après l'envol.

Pendant les deux à trois semaines qui s'écoulent entre leur envol et leur indépendance, les oisillons gardent des liens étroits avec leurs parents qui continuent de les nourrir. Brusquement la situation se renverse quand cesse le nourrissage : les parents les ignorent, et les repoussent à coup de bec appliqués sur la nuque et le dos dès qu'il cherchent à s'approcher d'eux.

Les premiers jours qui suivent l'envol, les jeunes sont difficiles à voir car ils se déplacent peu et se camouflent aisément sur le sol, dans les arbustes ou les toits des huttes traditionnelles, grâce à la couleur de leur plumage.

[En volière, le 7 avril, deux oisillons qui avaient quitté leur nid deux jours auparavant se tenaient malhabiles, serrés l'un contre l'autre, sur le toit du nichoir où ils étaient nés. Dans le jardin de la station où une partie, laissée en prairie naturelle, est très appréciée des Amaranthes, les oisillons qui venaient de quitter le nid étaient nombreux ; ils se reconnaissaient à leur queue courte et parfois à la présence d'un peu de duvet occipital. Entre les allés et venues de leurs parents, ils demeuraient sur place, cherchant déjà, d'un geste maladroit du bec, à explorer la terre. Leur attitude les faisait aisément distinguer des individus plus âgés, car ils se tenaient encore mal sur leur pattes le plus souvent repliées sous leur ventre qui touchait alors le sol ; ils n'avaient de ce fait guère d'effort à fournir pour baisser la tête.]

Vers le huitième jour qui suit l'envol, c'est-à-dire quand ils sont âgés de 25 jours environ, les oisillons ont pris de la force ; ils se sont éloignés des abords immédiats du nid où ils avaient passé leurs premières journées, car ils volètent de branche en branche et passent ainsi d'un arbre à l'autre.

[Au jardin de la Station, distant d'une cinquantaine de mètres des huttes où étaient situés leurs nids, nous vîmes pour la première fois une semaine après leur envol deux nichées que nous identifîames aisément grâce aux hagues de couleur qu'elles portaient aux pattes ; mais déjà la mort avait frappé quelques-uns de leurs membres comme nous l'apprit leur comptage. La première nichée, que nous appellerons dans la suite du chapitre nichée 1, ne possédait plus que 3 oisillons le 5 septembre alors que nous avions bagné 4 oisillons au nid qu'ils avaient quitté le 28 août. L'autre nichée, que nous nommerons nichée 2, ne comprenait plus le 21 février que deux oisillons vivants sur les quatre que nous avions marqués au nid, et qui s'étaient envolés le 14 février.]

En février ou les nuits sont encore fraîches, les oisillons recherchent le soleil le matin.

[Le 21 février à 8 heures du matin, les deux oisillons de la nichée 2 étaient serrés l'un contre l'autre sur une branche d'*Acacia* exposée au soleil. Ils formaient deux petites taches brunâtres qui seraient demeurées invisibles si leurs boules commissurales, assez comparables à de minuscules perles blanches, ne tranchaient sur leur plumage. Pattes repliées sous le ventre, plumes ébouriffées, ailes légèrement pendantes dégageant un peu de croupion, ils restaient immobiles et parfois s'assoupièrent.]

Déjà, ils mordillent le bout des feuilles quoique les parents continuent de les nourrir et de les protéger.

[Un des oisillons s'éloigna de son frère ; il avança sur la branche, s'arrêta, se pencha pour tirer à lui une feuille dont il pinça l'extrémité. Bientôt après, il reprit sa place contre son frère. Le père arriva, s'installa sur une branche voisine exposée au soleil, fit sa toilette tout en assurant la protection de ses jeunes : il ne tolérait dans leur voisinage aucun autre Amaranthe. La femelle, à son tour, vint se percher dans cet arbre, toujours à quelque distance de ses jeunes ; elle y fut rejointe par le mâle qui s'était momentanément absenté ; tous deux firent leur toilette. A 9 heures, la femelle s'approcha de ses jeunes pour leur donner une rapide becquée. Depuis le début des observations commencées à 8 heures, c'était

le premier nourrissage auquel nous assistâmes. Aussitôt après, les deux parents s'éloignèrent, abandonnant leurs jeunes à eux-mêmes. À la chaleur qui montait, les oisillons devenaient plus actifs, circulant dans l'arbre ; ils s'envolèrent à 10 heures pour un jardin voisin dont l'accès nous était interdit. Nous ne pûmes donc les observer plus longtemps.]

Tant qu'ils sont incapables de suivre leurs parents, les oisillons passent la journée dans les buissons ou à terre à la recherche de graines. Ceux d'une même nichée ne se séparent pas les uns des autres et demeurent plusieurs jours de suite dans les mêmes lieux où les ont conduits leurs parents et où ils effectuent de petits déplacements dans un rayon restreint. De cette façon, les adultes et leurs jeunes se retrouvent aisément au moment des becquées et du coucher.

[En volière, les deux oisillons qui avaient pris leur envol le 5 avril étaient eux aussi blottis l'un contre l'autre le matin du 13 avril ; dans la journée, entre les becquées données par leurs parents, ils restaient à terre où ils commençaient à picorer. Peut-être ramassaient-ils quelques graines, mais l'essentiel de leur nourriture était encore fourni par les parents.]

Le soir, les parents et les jeunes se rassemblent sur un arbre ou un arbuste où le mâle donne une dernière fois la becquée avant l'installation du groupe pour la nuit ; les jeunes se serrent alors sur une branche, les uns contre les autres, souvent tête-bêche ; les parents, eux, se perchent sur une autre.

[Le 5 septembre, la nichée 1 se groupa dans un *Cassia*, le lendemain et les jours suivants dans un *Balanites* planté à quelques mètres du *Cassia*, pour y passer la nuit. Une dernière becquée fut donnée par le mâle vers 18 heures 50, alors que le jour baissait. Dans le jardin de la Station, une autre nichée, composée de 3 *Amarantes*, se préparait à se coucher. Deux oisillons étaient perchés sur la branche d'un *Cassia* dont l'épais feuillage les dissimulait à notre vue ; bientôt, le troisième oisillon les y rejoignit ; ils s'agitaient, ils frenaient leur toilette, se serrèrent enfin les uns contre les autres ; les parents étaient perchés dans le même arbre, sur une branche un peu plus haute.

Dans les jours qui suivirent, les oisillons devinrent plus actifs : le 25 février, soit 11 jours après leur envol, les deux oisillons de la nichée 2 s'esquivèrent dès qu'ils nous virent approcher, à 8 heures, de l'*Acacia* où ils se tenaient depuis plusieurs jours et où nous les avions observés sans difficulté les matins précédents. Le 28 février, à 8 heures du matin, ces mêmes oisillons se chauffaient au soleil sur le toit en terrasse d'un bâtiment éloigné d'une dizaine de mètres de cet *Acacia*.

Une autre nichée se comporta de la même façon :

Passant le 24 octobre, à 18 heures, près d'un gros *Acacia*, nous levâmes la tête au bruit que faisaient de jeunes oisillons demandant la becquée ; les bagues qu'ils portaient nous permirent de les identifier comme étant ceux que nous avions marqués dans un nid construit à proximité dans un hangar, et qui s'étaient envolés le 12 octobre. La nichée était alors composée de 4 *Amarantes* et d'1 *Combassou* ; tous cinq étaient encore vivants et se tenaient maintenant dans cet arbre. Ces oisillons passaient d'une branche à l'autre, poursuivant le mâle pour qu'il leur donne à manger. Une fois la becquée terminée, ils volèrent à l'intérieur de l'arbre, frottant de temps à autre leur bec contre son écorce, puis bientôt se couchèrent, les jeunes groupés d'un côté et serrés les uns contre les autres ; les parents, dans le voisinage.

Le 25 octobre, soit 13 jours après l'envol, à 17 heures 30, 2 des 4 *Amarantes* étaient rassemblés sur une branche ; l'autre *Amarante* et le *Combassou*, pas loin, sur une autre. Tous lissaient leurs plumes. Nous assistâmes au spectacle remarquable du jeune *Combassou* becquetant les plumes de la tête de l'*Amarante* qui se tenait contre lui et qui acceptait volontiers les soins de cet oisillon. À 17 heures 45, le mâle vint nourrir comme les jours précédents. Le 26 octobre, ces jeunes oisillons circulaient avec une telle aisance dans l'arbre que si nous voulions les suivre aux jumelles, nous devions continuellement nous déplacer. Le lendemain, toujours à la même heure, nous observâmes dans cet arbre un seul *Amarante* ; les autres *Amarantes* et le *Combassou* étaient perchés sur les fils électriques, à peu de distance ; ils furent bientôt rejoints par le premier *Amarante* ; peu après, toute la nichée vola de nouveau vers l'*Acacia* dans lequel le père les retrouva. Quand il s'envola, les jeunes ne semblèrent avoir aucun mal à prendre eux aussi leur vol et à le suivre.]

Il s'ensuit que, les derniers jours qui précèdent l'indépendance, les jeunes partagent plus étroitement la vie de leurs parents avec lesquels ils achèvent leur apprentissage. Ils les accompagnent dans

leurs déplacements, formant avec eux de petits vols à la tête desquels se trouve toujours un adulte ; les jeunes qui se déplacent derrière lui reproduisent tous ses gestes.

Les oisillons cherchent leur nourriture pour leur propre compte, tout en acceptant encore la nourriture offerte par leurs parents.

[Le 2 mars, soit 16 jours après leur envol, les deux jeunes de la nichée 2 exploraient le terrain où ils picoraient des graines ; ils avançaient lentement, l'un à côté de l'autre, sans s'occuper de leurs congénères qui étaient à peu de distance d'eux ; toutefois, quand leur père s'approcha d'eux, ils cessèrent leurs recherches et lui demandèrent la becquée, qu'il leur donna d'ailleurs.]

Pour obtenir la becquée, les jeunes harcelaient leurs parents et multipliaient leurs cris. Qu'un danger survienne, les adultes interrompent le nourrissage et se réfugient dans un coin sûr. Les oisillons, qui ne cessent de crier leur faim vont les rejoindre.

Cette demande impérative s'avère nécessaire, car, à partir du 15^e jour qui suit l'envol, les parents auraient tendance à négliger de nourrir leurs jeunes.

[La nichée 1, 17 jours après l'envol, était encore nourrie le soir à 18 heures 25 par le mâle, tandis que la femelle, harcelée, s'y refusait. Pendant toute la matinée du 16 septembre, soit 19 jours après l'envol, les parents, tout en restant à proximité de leurs jeunes, les repoussaient toutes les fois qu'ils leur demandaient la becquée ; mais, le soir, la femelle à 17 heures et le mâle à 18 heures 50 la leur donnaient. Les deux jours suivants furent les derniers où le mâle continua à nourrir ses jeunes à 18 heures 30. Le matin du 19 septembre, les parents restaient sourds aux cris de leurs jeunes, les rouant de coups et refusant de leur donner quoi que ce fût ; encore une fois, le soir, un des jeunes de cette nichée multiplia ses cris de demande au même endroit que les jours précédents. Son père était absent au rendez-vous auquel il avait toujours été exact depuis le 5 septembre ; sa mère qui était perchée dans le *Balanites* du jardin d'où elle pouvait très bien voir son petit, ne prêta aucune attention à ses cris. Il chercha alors à se faire adopter par une autre famille qui se trouvait sur ces lieux mais n'eut pas davantage de chance, car le mâle qu'il harcelait le repoussa rudement. Le lendemain, nous revîmes encore une fois un jeune de cette nichée seul et apparemment désemparé.]

Les parents donnent à manger à leurs jeunes, mais sans doute leur procurent-ils à boire, les premiers jours du moins.

[Pendant la saison des pluies, dans le jardin de la Station, des adultes après avoir bu aux flaques d'eau s'approchaient aussitôt après de leurs jeunes pour leur donner la becquée. Plusieurs fois aussi, il nous est arrivé de capturer des adultes dont les jabots étaient pleins d'eau.]

Les parents conduisent également près des flaques leurs jeunes, proches de l'indépendance, pour leurs premiers bains ; mais, arrivés devant l'eau, les oisillons hésitent souvent longtemps avant d'y entrer.

Une autre fonction qui incombe aux parents est la défense de leurs jeunes. Il est même vraisemblable que les jours qui précèdent l'indépendance, ce soit leur rôle le plus important, car ils demeurent souvent à proximité d'eux, sans leur donner beaucoup à manger.

Les jeunes d'une même nichée qui restent toujours les uns près des autres sont entourés par leurs parents qui délimitent de la sorte une espèce de « territoire mobile » d'où ils chassent les intrus. Devant un ennemi d'une taille supérieure à la leur, les parents s'esquivent toujours, et la réaction de leurs jeunes dépend de leur âge.

[Le matin du 18 mars, un jeune et ses parents se lissaient tranquillement les plumes au soleil quand nous apparûmes. Aussitôt, les parents s'envolèrent vers la haie voisine ; le jeune, qui avait quitté le nid depuis peu s'immobilisa, puis essaya de fuir, mais son vol maladroit le fit se poser à quelques mètres près de là. Il appela alors : les parents revinrent près de lui et lui donnèrent la becquée.]

Quand les jeunes sont plus âgés, ils fuient le danger en s'envolant en même temps que les parents.

Le jeune *Amarante* mâle (que rien ne permet encore de distinguer des femelles), commença, quand il est âgé d'un mois, à saisir les plumes et à les manipuler comme le font les adultes ; il s'essaya au cérémonial de la plume devant des femelles de même âge, déjà attentives à son manège.

[Le 10 septembre, un des jeunes oisillons de la nichée 1, après avoir été nourri par ses parents, s'intéressa aux plumes qu'il ramassa à terre et qu'il présenta à un autre jeune, une femelle probablement, qui était elle-même très attentive, il avait quitté le nid depuis 13 jours, et était donc âgé d'un mois environ.]

Le 25 janvier, après avoir reçu la becquée de ses parents, un des trois *Amarantes* d'une nichée née le 20 décembre, agit de la même façon ; il avait 36 jours. Enfin, un des jeunes de la nichée 2 ramassa une plume à terre le 4 mars, peut avant d'aller se coucher : il n'avait quitté le nid que depuis 18 jours.]

Quoique les comportements des jeunes *Amarantes* de l'envol à l'indépendance et ceux de leurs parents soient semblables à ceux des Estrildidés en général, quelques points méritent d'être soulignés.

D'abord, le rôle du nid qui reste, pour certaines espèces, le lieu où les parents continuent de nourrir leurs oisillons les premiers jours qui suivent l'envol et où ils les conduisent tous les soirs pour passer la nuit jusqu'à leur indépendance. Pour d'autres espèces, les jeunes ne retournent jamais dans leur nid une fois qu'ils l'ont quitté : c'est le cas en Australie de *Neochmia phaeton*, d'*Emblema picta* et de *Chloebia gouldiae*. Ceux-ci, vivant dans des régions où la température demeure élevée, n'auraient plus besoin, selon Immelmann (1962), de l'abri procuré par le nid. Cet auteur s'appuie sur les résultats d'une expérience de Ziegler : les nichées de *Chloebia gouldiae*, élevées en volière, retournaient à leur nid quand la température descendait en-dessous de 18°C. L'*Amarante* appartient à cette catégorie, puisque à Richard-Toll, une nichée de ces oiseaux en liberté ne retourne jamais à son nid une fois qu'elle l'a quitté ; un nouveau couple peut s'y installer souvent aussitôt après son départ pour y commencer une nidification. En volière, les oisillons retournent parfois à leur nid après l'envol.

D'autres Estrildidés africains, *Uraeginthus angolensis*, *U. bengalus*, et *U. cyanocephalus*, élevés aussi en volière par Goodwin (1965), ne retournent jamais au nid après l'envol. Une fois seulement, un jeune *U. angolensis* qui avait quitté le nid trois jours avant le reste de la nichée, s'y rendait de nouveau jusqu'à ce que celle-ci s'envole. Les parents, de leur côté, ne faisaient aucun effort pour conduire au nid leurs jeunes après qu'ils se soient envolés.

Un autre point intéressant concerne les comportements inter-individuels : en volière, selon Goodwin (1965), les mâles d'*Uraeginthus bengalus* montent parfois leurs jeunes pour une tentative d'accouplement, et ceux-ci cherchent à séparer leurs parents, quand leur père effectue la parade de la plume devant la femelle. Dans la nature, nous n'avons jamais rien vu de tel. La seule observation qui puisse se rapprocher de celle de Goodwin est celle que nous avons faite en volière où un mâle *Amarante* adulte cherchait vainement à donner la becquée à un jeune *Estrilda troglodytes* encore dépendant et finalement monta sur lui.

Goodwin (1965) note encore que différentes espèces d'Estrildidés élevées ensemble en volière acceptent que la toilette mutuelle soit faite par l'un ou l'autre de ces espèces. Nous avons indiqué plus haut qu'un jeune *Amarante* était, un soir en contact physique étroit avec un jeune Combassou, et qu'ils faisaient mutuellement leur toilette.

CONCLUSION

Actuellement, on ne peut conclure *une étude de population animale* sans faire état des théories évolutionnistes de Lack (1954, 1966, 1968) et de Wynne-Edwards (1962). Constatant l'existence d'un certain nombre d'adaptations liées au milieu où les espèces animales vivent, ces deux auteurs s'opposent l'un à l'autre par l'interprétation qu'ils donnent de ces adaptations : Lack est tenant de la théorie de la « reproduction maximum », tandis que Wynne-Edwards, partisan de la sélection par le groupe, avance la théorie de la « reproduction ajustée ».

C'EST LA THÉORIE DE WYNNE-EDWARDS QUI DONNE, SEMBLE-T-IL, LA MEILLEURE INTELLIGENCE DES CARACTÈRES DE LA POPULATION D'AMARANTE A RICHARD-TOLL. Les facteurs régissant la stabilité de cette population dans son milieu sont simples du fait de sa sédentarité : elle ne peut répondre aux variations climatiques et trophiques qu'en agissant sur son taux de natalité et de mortalité, puisque tout apport (immigration) ou tout départ (émigration) d'individus est impossible du fait de son isolement écologique.

1° Pour Lack lui-même (1966), Wynne-Edwards aurait apporté une seule preuve sérieuse à son hypothèse, en établissant une relation entre le poids d'une espèce, son taux de mortalité, l'âge des géniteurs et la taille de la ponte. A la grande taille d'une espèce, spécialement chez les oiseaux marins, sont généralement associés : une grande longévité, une faible ponte et un âge élevé des géniteurs.

L'Amarante pourrait offrir l'exemple opposé, car il ressort de notre étude les points suivants : faible poids de l'oiseau (7 grammes environ), mortalité très élevée des adultes (70 %), âge des géniteurs pouvant descendre à 4 mois, pontes annuelles allant parfois jusqu'à 24 œufs pour une seule femelle. Il semblerait donc que, pour cette espèce, ce serait la relation inverse de la précédente qui est démontrée : à une forte mortalité, conséquence d'une faible taille, sont liés une productivité élevée en même temps que le jeune âge des géniteurs. Cela est également vrai chez les Mammifères.

2° Les procédés adaptatifs homéostatiques, mis en évidence dans ces populations à grande longévité, se retrouvent, mais inversés, dans la population d'Amarante : longueur de la saison de reproduction (10 mois environ entre les dates de la première et de la dernière ponte), multiplicité des nidifications (jusqu'à 5 pour un même couple), existence de deux castes de mâles en âge de se reproduire et se distinguant par leur plumage (juvénile ou adulte), durée de la mue juvénile en relation avec la date de naissance des individus (d'autant plus longue que les individus sont nés plus tôt dans la saison de reproduction) et les besoins de la population.

La longueur même de la saison de reproduction permet un étalement des naissances qui favorise l'utilisation des ressources ambiantes (en évitant une surpopulation momentanée qui ne manquera pas de survenir dans le cas de naissances simultanées) et un continuuel ajustement de la natalité aux besoins de la population. Cet ajustement est rendu possible grâce à un double jeu de mécanismes :

a) par la haute fécondité des couples en même temps que par la possibilité qu'ils ont de nicher dès que cela devient nécessaire grâce à leur stabilité ;

b) par la structure sociale de la population apte à se reproduire (en particulier les mâles). Elle est liée à la possession du plumage adulte. Or, chez l'Amarante, les individus sexuellement mûrs ne portent pas nécessairement le plumage adulte et l'acquisition de ce plumage est beaucoup plus rapide

pour les individus nés tardivement. Au début d'une nouvelle saison de reproduction, quand la population « demande » un grand nombre de géniteurs, l'accélération de la mue chez les oiseaux nés en fin de saison de reproduction a pour effet que tous les oiseaux nés lors de la précédente saison de reproduction, en dépit de la variabilité de leurs dates de naissance (entre août d'une année et mai de l'année suivante), sont revêtus de la même livrée adulte. Celle-ci confère un statut social identique pour tous, ce qui donne le maximum de chances à chacun de nicher. Ensuite, au fur et à mesure de l'augmentation numérique de la population et de la diminution constante des ressources alimentaires, on assiste à la fois à la mort d'un certain nombre de géniteurs en plumage adulte et à la constitution d'une « réserve » de mâles en plumage juvénile, nés par conséquent dans cette même saison, et qui, quoique aptes à se reproduire, ne le font habituellement pas.

On retrouve exactement le même modèle que celui proposé par Wynne-Edwards pour les oiseaux à grande longévité, à la différence près que ce sont les individus de moins d'un an qui forment ici la réserve de géniteurs.

* *

LE CYCLE ANNUEL DE L'AMARANTE POSÈ DE DIFFICILES QUESTIONS.

1) Son déroulement est largement indépendant des conditions du milieu, malgré les alternances marquées des saisons et des variations importantes dans les réserves alimentaires (graines dans le cas qui nous intéresse). La saison de reproduction de l'Amarante déborde largement la période où les graines sont redevenues pléthoriques à la suite des pluies (« automne », d'octobre à décembre), tandis que la mue a principalement lieu à une période difficile (« printemps », de mars à juin), juste avant la saison des pluies : ces données s'opposent aux vues de Lack (1968) sur les adaptations écologiques des oiseaux pour se reproduire ; elles peuvent toutefois recevoir un début d'explication si on tient compte d'un ensemble de facteurs : température, ensoleillement, etc.

2) Les modes de dispersion des Estrildidés, lorsqu'ils se nourrissent en dehors de la période de reproduction et lorsqu'ils nichent, échappent à la relation mise en évidence d'abord par Crook (1964) sur les Ploécidés et étendue à d'autres familles par Lack (1968) : les Estrildidés se nourrissent en bandes et nichent solitaires, ou en colonies très lâches, alors que, pour ces auteurs un mode de nourrissage collectif devrait s'accompagner d'une nidification coloniale. Cette relation ne se vérifie pas davantage pour d'autres familles tropicales granivores : les Columbidae et les Pteroclidés (Lack, 1968). Ces différences seraient peut-être attribuables aux comportements nourricier et reproducteur de ces familles. Dans la Sahel sénégalais, où ces familles comptent une population importante, leur saison de reproduction est également longue et leur régime alimentaire ne se modifie pas au moment de la nidification. Chez les Ploécidés, la saison de reproduction est courte et bien adaptée aux conditions extérieures ; le régime alimentaire, strictement granivore en dehors de la saison de reproduction, devient mixte ou même totalement insectivore pendant la saison de nidification.

Pour Kunkel (1966), qui s'est heurté aux mêmes difficultés que nous quand il a tenté d'expliquer les cycles des espèces aviennes vivant dans la région de Lwiro (Congo), le milieu équatorial aurait provoqué, dans plusieurs familles ne représentant entre elles aucun lien phylétique, des adaptations éthologiques similaires. La plus remarquable serait la stabilité du couple pendant plusieurs saisons de reproduction, sinon pour la vie. Celle-ci aurait entraîné le développement d'autres comportements : le chant, de territorial chez les espèces des zones tempérées, prend une signification sexuelle chez les espèces tropicales et s'accompagne de diverses manifestations, inconnues des espèces des zones tempérées ; parade de la plume des Estrildidés, coloration voyante de l'intérieur et de l'extérieur du bec. La toilette mutuelle servirait également au maintien du couple.

Il est intéressant de noter l'existence d'espèces, tel l'Amarante, présentant ce même type de comportement dans une région où les saisons sont nettement tranchées. Il faut souligner que nous avons, comme Kunkel, attribué un rôle important (jusqu'ici dévolu au plumage) aux dessins de l'intérieur du bec de l'Amarante lors de la parade de la plume.

La valeur adaptive de ce comportement tiendrait pour Kunkel dans la synchronisation des rythmes

internes des partenaires rendue difficile par absence de facteurs externes assez puissants, comme ceux connus pour les régions tempérées. Si cette synchronisation se maintient entre partenaires, les cycles de reproduction se succéderaient avec de plus grandes chances de réussite que si le couple devait se former à chaque cycle, compte tenu de l'anarchie des cycles internes des individus dans ces espèces.

Les espèces tropicales se diviseraient en plusieurs groupes suivant les mécanismes de synchronisation des partenaires : elles peuvent se comporter comme les espèces des zones tempérées, soumises à la régulation des facteurs externes ou bien avoir un cycle interne prépondérant plus ou moins accordé sur des « synchroniseurs » externes variés. La synchronisation des partenaires serait assurée, soit par les nidifications massives des Ploceïdés qui s'accompagnent d'un grand déploiement de parades synchronisant l'ensemble de la population, soit par la formation de couples stables chez lesquels la synchronisation se ferait à l'échelon individuel (Estrildidés). Ces trois types de comportement reproducteur s'observent dans la région de Richard-Toll.

• •

LE PARASITISME DE L'AMARANTE PAR LE COMBASSOU CONSTITUE UN TYPE TRÈS PARTICULIER D'ASSOCIATION ENTRE DEUX ESPÈCES.

D'origine inconnue, malgré les hypothèses qu'il a suscitées, et en dernier lieu, celles de Friedmann (1950) et de Hamilton et Orians (1965), il se caractérise par un certain nombre d'adaptations : l'étonnante ressemblance des poussins d'Amarante et de Combassou, le plumage de la femelle de Combassou dont la neutralité ne provoque aucune agressivité de la part des parents — hôtes sont souvent cités en exemple ; il en est d'autres que nous avons mises en évidence.

1) *L'adaptation de la population-hôte à la présence de son parasite* se traduit par un succès identique à l'envol des œufs d'Amarante, que les couvées aient été ou non parasitées. Comme le pense Wynne-Edwards, une population animale ne souffrirait pas de la charge imposée par la présence du prédateur ou du parasite, grâce à une adaptation dans le temps de la population-hôte à sa nouvelle situation.

2) *Le rôle des super-stimulus*, soupçonné par Friedmann (*op. cit.*) et Hamilton et Orians (*op. cit.*), est démontré. Chez les Viduinés, à la différence des Cuculidés parasites, la ponte d'un ou plusieurs œufs ne s'accompagne pas de la destruction concomitante des œufs de l'hôte déjà présents dans le nid. De son côté, l'Amarante accepte ces œufs étrangers, mais à peine différents des siens, sans montrer d'hostilité. Bien plus, son comportement incubateur est stimulé, puisque le pourcentage de réussite à l'éclosion des pontes parasitées est supérieure à celui des pontes non parasitées.

À l'éclosion, les poussins des deux espèces se tolèrent parfaitement les uns les autres, tandis que les parents ne manifestent aucune agressivité envers les poussins du parasite. De la date de l'éclosion des œufs dépendent le sort et la composition de la nichée : dans la compétition qui joue entre les poussins, ce sont les premiers-nés ou les plus gros (donc ceux du parasite) qui ont le plus de chance de survivre : dans 75 % des cas, les nichées sont mixtes à l'envol ; le nombre moyen de jeunes est alors plus grand pour ces nichées que pour celles provenant des couvées non parasitées. Les parents, soumis aux super-stimulus donnés par les jeunes de ces nichées, ont donc accru leur effort nourricier. Dans les autres cas, les familles sont composées des poussins d'une seule espèce : Amarante ou Combassou. Les parents-hôtes se montrent donc capables d'élever uniquement des jeunes du parasite,

La taille moyenne des nichées mixtes, supérieure à celle des nichées normales d'Amarante, pose la question capitale de LA TAILLE DE LA PONTE EN RAPPORT AVEC LES CAPACITÉS NOURRICIÈRES DES PARENTS : pour Lack, le nombre de jeunes que les parents nourrissent est aussi grand que les parents le peuvent ; Skutch (1949), au contraire, pense que les oiseaux tropicaux élèvent moins de jeunes qu'ils ne le peuvent. Il est difficile de le prouver dans le cas de l'Amarante, car la taille moyenne de sa ponte a pu être modifiée par la présence du parasite, mais on serait porté à le croire si on considère que la taille moyenne d'une ponte d'Amarante (3,5) est non seulement inférieure à la ponte moyenne des pontes d'Estrildidés vivant en savane (4,3), mais aussi à celle des Estrildidés vivant en forêt (3,7) (Lack, 1968).

Aussi parfaite que soit cette adaptation, il semble bien que plusieurs mécanismes limitent le succès du parasite. S'il n'en était pas ainsi, il arriverait un moment où la population d'Amarante ne pourrait plus supporter celle du Combassou. On a déjà noté le cas où la totalité de la nichée, devenue trop nombreuse par suite de la naissance simultanée des poussins d'Amarante et de Combassou, meurt en début d'élevage.

Pour la femelle du Combassou, la difficulté de trouver un nid est augmentée par la façon dont l'Amarante le construit, homocrome avec son milieu, et bien caché. Certes, le Combassou tourne partiellement ces difficultés : la durée d'incubation de ses œufs est inférieure de trois jours à celle de son hôte ; son absence de territoire (ou bien le territoire limité au « harem » d'un mâle) autorise une même femelle à pondre plusieurs fois dans un même nid ou à plusieurs d'y pondre à tour de rôle. Les chances de trouver un nid et de synchroniser les pontes en sont augmentées ; toutefois, le succès à l'envol est identique pour toutes les pontes, car si, pour les pontes multiples, les chances d'éclosion sont accrues, les risques de mortalité pendant l'élevage deviennent plus grands du fait de la formation de nichées mixtes trop nombreuses pour être correctement nourries.

De leur côté, les Amarantes assurent une présence continue sur leur nid pendant l'incubation et dans les premiers jours de l'élevage ; ils assistent donc aux visites de la femelle du Combassou et à sa ponte (sur le dos de l'oiseau couveur, comme on sait !). De cette façon, les œufs contenus dans le nid sont inaccessibles au Combassou, lequel ne peut commettre sur eux aucune déprédation. Il se pourrait que la présence des parents-hôtes au début de l'élevage ait un même rôle envers les poussins du parasite en l'empêchant de tuer les autres poussins vivants. Si la taille de la ponte de l'Amarante se maintient à son quota actuel, on pourrait penser que la solution idéale serait dans une limitation du nombre d'œufs du parasite à un ou deux par ponte de l'hôte : le succès à l'envol serait identique pour le parasite et meilleur pour l'espèce-hôte.

**RÉSUMÉS
ET
BIBLIOGRAPHIE**

RÉSUMÉ

Cette étude est le résultat d'une dizaine d'années d'observations faites sur deux Passereaux tropicaux (Estrildidés et Viduinés) : *Lagonosticta s. senegala* (L.) ou Amarante et *Hypochoera c. chalybeata* (Müller) ou Veuve Combassou. La connaissance du milieu de vie de ces espèces et de leur éthologie ainsi que l'importance de leur reproduction à Richard-Toll (374 nids trouvés en deux saisons de reproduction, dont 1/3 parasité) nous ont permis de tirer des conclusions sur la dynamique de leur population : accession à la reproduction d'oiseaux en plumage juvénile, rapports complexes entre mue et reproduction, forte mortalité de l'Amarante en même temps que relations entre hôte et parasite.

CHAPITRE 1 : MILIEU ET POSITION SYSTÉMATIQUE DES DEUX ESPÈCES

A Richard-Toll, (République du Sénégal), (16°27'N-15°42'W), sur le fleuve Sénégal, à une cinquantaine de kilomètres de l'Océan Atlantique, à 3 mètres au-dessus du niveau de la mer, le climat, de type sahélien, se caractérise par une alternance de DEUX SAISONS BIEN MARQUÉES : 1) *une seule saison des pluies* (entre juin et octobre) avec une moyenne annuelle de 317 mm ; 2) *des écarts importants de température* : le maximum des températures diurnes, toujours supérieur à 30°C, peut atteindre 40°C et plus entre avril et juin ; les températures nocturnes, descendant parfois à 7°C en janvier, remontent ensuite à 25°C entre juin et octobre ; 3) *des variations* dans la durée de l'éclaircissement journalier allant de 11 heures 15 en décembre jusqu'à 13 heures en juin.

L'Amarante occupe des biotopes ombragés à proximité des points d'eau et d'un riche tapis graminéen (forêts riveraines, abords des mares) et aussi les villages et les petites agglomérations. Il présente un net dimorphisme sexuel, mais pas de dimorphisme saisonnier. Il est parasité par le Combassou, de taille à peine plus grande, qui est sexuellement dimorphique, et chez le mâle, dimorphique saisonnier.

CHAPITRE 2 :

DYNAMIQUE DE LA POPULATION D'AMARANTE A RICHARD-TOLL

a) *Évolution annuelle de la population.*

Comme les Amarantes sont *sédentaires*, les changements survenant au cours d'une année dans leur population sont liés à la production pendant la saison de reproduction (de juillet à mai) et à la mortalité. *La population en plumage juvénile* augmente à partir de la mi-août jusqu'en février, reste stationnaire jusqu'en mai, et enfin décroît pour devenir à peu près nulle à la fin juillet. *La population en plumage adulte*, qui a atteint son plus bas niveau en mai, remonte ensuite rapidement jusqu'en août par suite de la prise du plumage d'adulte par l'ensemble de la population en plumage juvénile, puis diminue régulièrement pendant les neuf autres mois de l'année.

b) *Mue de l'Amarante.*

Pour les adultes, il faut distinguer entre durée de la mue pour l'ensemble de la population (6 mois entre février et août) et durée de la mue pour un individu (3 mois et demi au moins). La mue commence au même âge pour tous les juvéniles (approximativement 6 semaines) et montre ensuite des variations importantes dans son déroulement (plus de 270 jours pour la cohorte d'août et moins de 170 pour celle de février). Au début d'une nouvelle saison de reproduction (août), la quasi-totalité des juvéniles ont achevé leur mue. La période privilégiée de la mue se situe entre février et août lorsque la nourriture se raréfie, tandis que la durée d'éclairement journalier et les températures augmentent.

c) *Dynamique de la reproduction de l'Amarante.*

Succession des nidifications. L'Amarante est capable de se reproduire à 4 mois ; les mêmes couples peuvent réussir 4 à 5 nidifications en une saison de reproduction. La nidification ne commence pas à la même date pour tous, mais les limites saisonnières sont fixées, bien qu'elles ne semblent pas dépendre des conditions extérieures. Un meilleur succès à l'envol est assuré pour les couples qui réutilisent d'anciens nids.

Taille de la ponte. La moyenne annuelle est de 3,5 œufs. Pendant la saison 1964/65, la moyenne mensuelle passa de 3 œufs en août à 3,9 en novembre pour tomber à 2,9 en avril. Les pontes de 3 et 4 œufs représentent 75 % de la totalité des pontes et celles de 4 œufs, un peu moins de la moitié.

Succès à l'éclosion et à l'envol. Il est un des plus faibles connus pour les petits Passereaux. Succès à l'éclosion de la moitié environ des œufs pondus et à l'envol d'un quart des œufs pondus.

Taux de natalité et de productivité (12,0 œufs et 3,3 jeunes) sont comparables à ceux déjà calculés pour les espèces de zone tempérée de poids voisin.

d) *Discussion.*

Mue et reproduction. Pour les juvéniles nés au début de la saison de reproduction et pour les adultes, mue et reproduction peuvent avoir lieu simultanément.

Causes de mortalité. Le rôle joué par la nourriture n'a pu être déterminé avec toute la précision désirable. La prédation par les Mammifères et les Oiseaux intervient certainement d'une façon non négligeable. Un autre facteur de mortalité serait peut-être lié au mode même de reproduction : à cause de la grande jeunesse de la population nicheuse, beaucoup de femelles déposeraient des pontes trop faibles pour procurer le stimulus nécessaire à l'établissement et au maintien du comportement incubateur, ce qui expliquerait l'échec d'un grand nombre de couvées.

Déterminisme de la mue et de la reproduction. Bien que le cycle interne joue un rôle prépondérant dans le déroulement du cycle annuel de l'Amarante, les périodes de mue et de reproduction ne sont pas totalement indifférentes aux conditions extérieures. La place tenue par la nourriture dans les régions tempérées perd une partie de son importance en région sahélienne où la température diurne est pendant plusieurs mois (avril à juin) voisine de la température interne de l'oiseau. Le bénéfice ainsi réalisé par l'Amarante pour son métabolisme lui permet de muer à une époque où la nourriture se fait plus difficile à trouver. Par ailleurs, l'exploitation des ressources alimentaires est meilleure pendant les mois aux jours courts (moins de 12 heures d'éclairement), car à ce moment-là, la température et l'ensoleillement sont à leur minimum, ce qui autorise l'oiseau à circuler à peu près toute la journée. C'est pourquoi la période la plus favorable à la reproduction coïncide avec ces mois (octobre, novembre, décembre) où les graines sont, de surcroît, pléthoriques.

Concurrence avec les autres oiseaux granivores de la savane sahélienne. L'Amarante évite partiellement la concurrence avec les autres oiseaux granivores de la savane par son habitat et son mode de reproduction. En effet, la saison de nidification est limitée à la période des pluies pour les Ploceidés locaux qui changent alors de régime alimentaire (mixte ou totalement insectivore) tandis que les autres familles se nourrissant presque exclusivement de graines se reproduisent, soit pendant 10 mois (Estrildidés), soit d'une façon presque ininterrompue (Columbidés) ou encore pendant la deuxième partie de la saison sèche (Pteroclididés).

CHAPITRE 3 : PARASITISME

L'importance de la reproduction de l'Amarante à Richard-Toll a permis de comparer les deux populations, pure et parasitée, pendant la nidification. La population d'Amarante ne souffre pas de la présence du parasite, car le pourcentage d'œufs donnant des jeunes Amarantes à l'envol est identique dans les deux cas (28 %).

a) Nombre d'œufs du parasite par nid d'Amarante.

La distribution semblable des couvées pures et parasitées d'Amarante en fonction du nombre d'œufs d'Amarante qu'elles contiennent montre que la femelle de Combassou pond au hasard des nids qu'elle trouve. Les couvées peuvent compter d'un œuf (50 % environ des nids d'Amarante) à cinq (1,5 %).

La recherche des nids est rendue difficile à la femelle de Combassou par l'habitude qu'a l'Amarante de cacher son nid. La poursuite de la construction du nid bien après la fin de la période de la ponte chez l'Amarante prive le Combassou de tout indice lui permettant de synchroniser avec certitude sa ponte avec celle de son hôte. Il semble que le signal visuel qui déclencherait la ponte de la femelle de Combassou dans un nid serait la vue d'un oiseau couveur dans ce nid, car l'Amarante couve continuellement. De la sorte, les œufs sont invisibles, en même temps qu'inaccessibles au parasite, ce qui interdit tout acte de déprédation de sa part. (On sait que la femelle parasite pond le plus souvent sur le dos de l'oiseau couveur). Quand une ponte d'Amarante contient plus d'un œuf de Combassou, ceux-ci sont pondus soit par la même femelle, soit par plusieurs. On peut se demander si le mâle de Combassou en plumage sexuel ne défendrait pas un territoire à l'intérieur duquel seules ses femelles auraient le droit de pondre dans les nids qu'elles rencontrent. L'existence d'un poste de chant et une forte agressivité envers les autres mâles (qui conduit à la mort des plus faibles en captivité) viennent à l'appui de cette hypothèse. L'hôte montre une parfaite tolérance envers son parasite.

b) Incubation.

La comparaison du succès à l'éclosion des pontes pures et des pontes parasitées démontre le rôle joué par le super-stimulus (en l'occurrence la présence des œufs surnuméraires du parasite, par ailleurs semblables à ceux de son hôte) sur le comportement incubateur des parents : le pourcentage de nichées réussies à l'éclosion est inférieur de 10 % pour les couvées non parasitées (45,7 contre 56,3). Le succès identique à l'éclosion des œufs d'Amarante dans ces deux sortes de couvées montre que la présence de ces œufs surnuméraires, responsable d'une augmentation de volume de la couvée, ne modifie en rien l'incubation des œufs. La réussite à l'éclosion des œufs de Combassou tient d'abord à la synchronisation de sa ponte avec celle de son hôte, puis à la réussite de la couvée d'Amarante où ces œufs furent pondus. Plus une ponte compte d'œufs du parasite (ce qui augmente à la fois les chances de synchronisation de leur ponte et de la réussite des couvées par ération d'un super-stimulus plus puissant), plus elle a de chance de réussir à l'éclosion. Le défaut d'éclosion des œufs du parasite dans les couvées parasitées a pour conséquence la formation de nichées non parasitées à l'éclosion (44 % des nichées réussies à l'éclosion provenant de couvées parasitées). Celles-ci seront élevées avec le même succès que les nichées issues de pontes non parasitées. À l'éclosion, la taille moyenne d'une nichée non parasitée est de 3,3 poussins et celle d'une nichée parasitée de 4,8.

c) Élevage.

Le succès à l'envol des nichées est le même, qu'elles soient ou non issues de pontes parasitées (75 % environ des nichées réussies à l'éclosion). Seule, la composition des nichées à l'envol montre les perturbations apportées par la présence de poussins surnuméraires. Dans 75 % des nichées réussies à l'envol, la taille moyenne est supérieure à celles des nichées issues de nichées non parasitées à l'éclosion (3,5 poussins contre 2,8) ; dans les 25 autres %, la mortalité est beaucoup plus importante si bien que

les nichées peuvent être composées seulement d'une seule espèce de jeunes (hôte ou parasite). Ces résultats prouvent que les parents, soumis à un super-stimulus, nourrissent davantage de jeunes qu'ils ne le font habituellement et qu'une fois une certaine limite franchie (plus de 5,3 poussins à l'éclosion), la mortalité devient excessive pendant l'élevage par suite d'une compétition pour la nourriture entre poussins. Les survivants seront les plus forts au moment de la naissance des autres, soit parce qu'ils seront nés les premiers, soit parce qu'il sont les plus vigoureux (le poussin du parasite pèse $1/3$ de plus que celui de son hôte). Les pontes d'Amarante qui souffrent le plus de la présence du parasite sont celles de 4 œufs et plus. Celle de 3 œufs, au contraire, réussissent mieux que les pontes homologues non parasitées, grâce à un meilleur succès à l'éclosion et à un élevage satisfaisant des poussins, car l'augmentation de la taille de la nichée n'est pas suffisante pour créer de gêne aux parents. Le succès à l'envol des pontes de Combassou est indépendant de leur taille car le meilleur succès à l'éclosion des couvées contenant 3 et 4 œufs de Combassou est compensé par leur plus faible succès à l'envol. A l'envol, une nichée non parasitée compte une moyenne de 2,6 *L.s.* et une nichée parasitée 2,1 *L.s.* et 1,3 *H.c.*

CHAPITRE 4 : DOCUMENTS ETHOLOGIQUES SUR *LAGONOSTICTA SENEGALA*

a) *Activités individuelles.*

L'Amarante est modérément grégaire sans pour autant nicher en colonies. Il se déplace en sautant et se nourrit presque exclusivement de petites graines ramassées sur le sol. Il doit boire tous les jours, se baigne et prend des bains de soleil. Il dort dans les arbustes, mais jamais dans les nids.

b) *Comportement interindividuel.*

Combats et réflexe d'immobilisation. Sa posture d'attaque consiste ordinairement à pointer le bec sur l'assaillant et plus rarement à le poursuivre ou même à le tuer. La vue d'un ennemi peut provoquer chez lui un réflexe d'immobilisation.

Distance interindividuelle et toilette mutuelle. Les jeunes d'une même nichée, entre son envol et son indépendance, et les partenaires d'un couple, tout au cours de l'année et spécialement pendant la mue, se tiennent souvent les uns contre les autres en même temps qu'ils se lissent réciproquement leurs plumes.

Emissions sonores. Six sont communes aux deux sexes (cohésion, alarme ou excitation, bataille, détresse, nid, chant solitaire) et une, au seul mâle : le chant sexuel.

Parade de la plume. Exécutée par le mâle tantôt sous sa forme complète, tantôt sous sa forme incomplète, elle est qualifiée suivant les circonstances où elle est employée de parade précopulatoire (mating courtship) ou de parade solitaire (general display).

c) *Comportement reproducteur.*

Le nid. L'Amarante construit dans des lieux divers, aussi bien dans des sites naturels que dans des habitations humaines, à terre qu'en hauteur (jusqu'à 5 mètres), des nids de formes différentes : en coupe, fermé ou intermédiaire. Les matériaux utilisés sont constitués essentiellement d'herbes sèches et de plumes en proportion très variable d'un nid à l'autre.

Le site du nid est choisi et sa construction exécutée par le mâle, mais toujours en présence de la femelle. Dans un faible nombre de cas, le même nid sert plusieurs fois de suite, soit à un même couple, soit à des couples différents avec un taux de succès à l'envol augmenté.

Les couples demeurent généralement stables pendant la durée d'une saison de reproduction et souvent pendant plusieurs années, comme l'ont montré les captures répétées des mêmes parents sur leurs nids successifs.

L'accouplement a lieu à terre ou sur une branche, à n'importe quelle heure de la journée, sans que la parade de la plume précédant l'accouplement paraisse indispensable.

La ponte a toujours lieu le matin, souvent dans un nid en cours de construction ou qui a déjà

servi. Une fois la ponte achevée, l'incubation devient continue. Elle est assurée par les deux sexes. L'adulte qui peut couver jusqu'à trois heures d'affilée reste encore, même aux heures les plus chaudes de certaines journées, sur son nid dont la structure est aérée et la structure ombragée. (Durée : 13 jours).

Les œufs éclosent en moins de 24 heures.

L'élevage des poussins dure approximativement 18 jours au nid et se poursuit après l'envol pendant deux à trois semaines. Les deux parents s'en acquittent, en même temps qu'ils continuent de couvrir leurs poussins pendant la semaine qui suit leur naissance. Une fois le nid quitté, les oisillons n'y retourneront jamais pour dormir ou être nourris.

ENGLISH SUMMARY

This study is the result of about ten years of observations carried on two tropical Passerines, Estrilidae and Sidiuinae *Lagonosticta s. senegala* (L.), Senegal Fire-finch, and its parasite, *Hypochera c. chalybeata* (Müller), Senegal Combassou. Knowledge of the biotope of the species and of their ethology, as well as their abundant breeding at Richard-Toll (374 nests found, one third of them parasitized, in two seasons) enabled us to draw conclusions about their population dynamics: the breeding while still in juvenile plumage, the complex relationships between moult and reproduction, the very high mortality of adults of the Fire-finch, as well as the impact of the parasite on the host.

CHAPTER 1 : BIOTOPE AND SYSTEMATIC STATUS OF BOTH SPECIES

At Richard-Toll (Republic of Senegal), (16°27'N-15°42'W), on the Senegal river, about thirty miles from the Atlantic, at 3 m. above sea level, the climate, of sahelian type, is distinguished by : 1) a single rainy season (June-October) with an annual average of 317 mm ; 2) important changes in diurnal temperature, maximum always over 30°C and reaching 40°C in April, May and June ; nocturnal temperatures sometimes as low as 7°C in January, but reaching 25°C between June and October ; 3) changes in daylength from 11 1/4 hours in December to 13 hours in June.

The Fire-finch lives in shady spots, gardens, near water and rich patches of Gramineae (in gallery forests, near ponds) and also in villages and small towns. Sexual dimorphism is marked, but not seasonal. It is parasitized by *Hypochera chalybeata*, hardly larger, which exhibits sexual dimorphism and, in the male, seasonal.

CHAPTER 2 : POPULATION DYNAMICS OF FIRE-FINCH AT RICHARD-TOLL

a) Annual evolution of the population.

As Fire-finches are sedentary, population changes over a year are related to production during the breeding season (July to May) and to mortality. The population in juvenile plumage increases from mid-August to February, remains unchanged until May, then decreases to vanish in late July. The population in adult dress is lowest in May, then speedily improves till August as a result of all juvenile birds moulting into adult dress ; thereafter it is steadily reduced for the other nine months.

b) Moulting by Fire-finch.

Among adult birds, the moult of the population as a whole lasts 6 months from February to August, that of the individual at least three and half months. Juveniles begin to moult at the age of approximately 6 weeks, then important discrepancies are observed while it is achieved (over 270 days for the August cohort and less than 170 for those of February and March). At the onset of a new breeding season (August) nearly all juveniles have completed their moult. A favoured moulting period is from February to August, a period during which food is getting scarce, but daylength and temperatures are increasing.

c) *Reproduction dynamics of the Fire-finch.*

Successive broods. The Fire-finch is able to breed at 4 months; 4 or 5 broods can successfully be raised by the same pair during one breeding cycle; reproduction does not start at the same date for all pairs, but the seasonal limits are fixed, though they appear to be unrelated to environmental conditions. A higher breeding-success is obtained by pairs which use an old nest.

Clutch-size. The annual average is 3,5 eggs, varying from 3 in August to 3,9 in November, just after the rains, and to 2,9 in April. Clutches of 3 and 4 eggs account for 75 % of all clutches; those of 4 eggs to slightly less than one half.

Hatching-success and fledging-success. Poorer ones are hardly known among small passerines: about 50 % of the eggs can hatch and 28 % produce a fledgeling. Monthly figures reach a peak as seeds are ripe (October-November).

Nativity rate (12,0 eggs) and productivity (3,3 young) can be compared with figures for temperate-zone species of comparable weight.

d) *Discussion.*

Moult and reproduction. May occur simultaneously in juveniles and adults.

Mortality factors. To what extent food is concerned could not be surely assessed; predation by mammals and other birds is not negligible; another factor of mortality in the nest is possibly related to reproduction itself, because most of the breeding population is very young, many females produce clutches too small to induce proper stimulus for brooding behaviour; this could account for the failure of many clutches.

Timing of moult and reproduction. Although the internal rhythm plays a predominant part in the annual cycle of the Fire-finch, the periods of moult and reproduction are not wholly unaffected by external conditions. The place taken by food in the temperate zones loses some of its importance in the Sahel where the diurnal temperatures during the months April to June inclusive approach the internal temperature of the bird. The advantage to its metabolism thus shown by the Fire-finch enables it to moult at a time when food is more difficult to find. Moreover, the food resources can be better exploited during the short days (around 12 hours of light) because then the temperature and insolation are at their lowest, so that the bird can be constantly active. This is why the period most favourable for breeding coincides with the months (October to December inclusive) when seeds are very plentiful in addition.

Competition with other granivorous birds in the sahelian savanna. Their biotope and type of reproduction help the Fire-finch to avoid competition with other savanna seed-eaters to some extent. The breeding season of the local *Ploceidae* is confined to the rains and they turn to a mixed or insect diet at that time. But the three families, whose staple food consists of seeds the whole year, breed in the second part of the dry season (*Pteroclididae*), for 10 months (*Estrildidae*) and almost uninterrupted (*Columbidae*).

CHAPTER 3 : PARASITISM

Because of the important breeding and parasitized population of the Fire-finch in Richard-Toll, two types of population can be compared: the parasite-free population and the parasitized. It appeared that *the Fire-finch population is not hindered by parasitism* since fledging success (number of fledgings/number of eggs) is similar in both situations (28 %).

a) *Eggs laid by the parasite in a nest.*

As the distribution of parasite-free and parasitized clutches (related to the number of Fire-finch eggs) is similar, there is evidence that female *Combassou* lay their eggs at random. The number of eggs laid by the parasite in a nest varies from one to five (one egg in 50 % of Fire-finch nests and 5 eggs in 1,5 % for those).

Finding a nest is hard for the Combassou female because Fire-finches conceal their nests. As the Fire-finch continues to build long after the laying period is over, the Combassou gets no stimulus to synchronise its laying with that of the host. It seems that the visual stimulus responsible for the Combassou's laying must be the sight of a sitting bird, since the Fire-finches brood continuously (Female parasite lays upon the back of the sitting bird). Therefore, as the eggs are invisible and out of the parasite's reach, it cannot injure them. When more than one Combassou's eggs are in a nest they may laid either by one female or by several. One may wonder whether the male Combassou in breeding dress is likely to hold a territory within the limits of which only its females alone are permitted to lay in the nests they happen to find. The use of song-post and strong aggression of other males (which proves fatal to the weaker in captivity) support this view. The host displays a complete tolerance for the parasite.

b) Incubation.

Comparison of hatching-success for parasite-free and other clutches emphasizes the role of the super-stimulus (the actual presence of parasite's eggs) upon the brooding behaviour of the parents: the percentage of nest losses during incubation (45,7 versus 56,3) is 10 % lower amongst parasitized clutches. A similar hatching-success of Fire-finch eggs in both types of clutches points to the fact that extra-eggs which increase the volume of clutch, do not alter brooding. The hatching-success of the Combassou is first correlated with proper timing with its host's laying date and secondly with the Fire-finch's own eventual success. The more a clutch is supplied with parasite's eggs (which increase the ability of synchronization for the parasite and hatching-success through super-stimulus), the more it is likely to hatch successfully. When the parasite's eggs fail to hatch in parasitized clutches, parasite-free broods can be observed (44 % of all successful) and they will be raised as successfully as primarily parasite-free broods. At hatching, the mean size of a non-parasitized brood is 3,3 and that for parasitized brood 3,1 Fire-finches and 1,7 Combassous.

c) After-hatchng.

The influence of extra nestlings is only evident at fledging time. 75 % of broods leaving the nest are heavier when they have been parasitized (3,5 fledgings versus 2,8); 25 % suffered a higher mortality resulting in mono-specific families (host or parasite). Those results show that the parents, through super-stimulus, nourish more young than normal; but beyond a certain limit (5,3 young) the mortality raises because nestlings compete for food: nestlings which are stronger when they hatch will survive, either because they hatched first or because they are more energetic (the parasite's chick weighs at hatching 1/3 more than host's). The detrimental influence of the parasite chick is highest in clutches of 4 or more, while 3-egg clutches have a better hatching-success and because feeding is not disturbed. In that case, the family is not so large as to create a problem. Fledging success of the Combassou is independant of the brood size, because the better hatching success of 3 and 4 Combassou eggs is balanced by a poorer fledging success. The mean number of fledgings from a non-parasitized brood is 2,6; from a parasitized brood 2,1 Fire-finches and 1,3 Combassous.

CHAPTER 4 : ETHOLOGICAL DATAS ON *LAGONOSTICTA SENEGALA*

a) Individual activities.

Fire-finches are moderately gregarious but are not colonial breeders. They hop about and feed almost exclusively on tiny seeds on the ground. They must drink daily, they also bathe and sun-bathe. They roost in bushes but never in their nest.

b) Social activities.

Fighting and « freezing » postures. The agonistic posture is usually expressed by directing the

bill towards the enemy, more rarely by pursuing and even by killing. The sight of an enemy may elicit a « freezing » posture.

Individual distance and mutual preening. Fledgings of the same family (from departure from the nest to independence) and both members of a pair all the year round, but especially while moulting, often remain side by side and preen each other.

Vocalization. Six calls are shared by both sexes (flocking, alarm, excitement, flight, distress, nest, solitary song) but the male alone has a sexual song.

Displays. Performed by the male, either completely or incompletely. As males are able to perform it when they have only just become independent, the role of their plumage as a visual stimulus may be questioned. Mouth-markings, conspicuous when the bill is opened at the end of the display, could take over this function.

c) *Reproductive behaviour.*

Fire-finches build in very varied situations, in wild sites as well as in human dwellings, from ground level to 5 meters. Nests may consist of a saucer, a ball or an intermediary structure. Dry grasses and feathers make the bulk of materials. The nest site is chosen and the nest built by the male, but always in the presence of the female. A few nests may be re-used, either by the same pair, or by a different one and nesting success is then enhanced. That pairs are stable for a breeding season and often for several years has been shown by capture and recapture of the parents on their nest.

Mating takes place on the ground or on a branch, but the display does not necessarily precede mating.

Laying always occurs in the morning, quite often while as the nest is still being built or in an old nest.

As the clutch is completed, *brooding* starts by both sexes.

The parents which are able to sit as long as three hours without a break brood even at the hottest time of the day. Nest structure is pretty loose and the nest site is always shady.

Nestlings are fed by both parents for 18 days in the nest and also for a fortnight after their departure. Nestlings are brooded for a week after hatching. Once the nest is left by the fledgings, they do not enterit again.

Que Messieurs R. E. Moreau et G. Morel * veuillent bien trouver l'expression de nos remerciements pour l'aide apportée à la rédaction de ce résumé et sa traduction en anglais.

* Station d'Ornithologie, O.R.S.T.O.M., Richard-Toll (Sénégal).

BIBLIOGRAPHIE

- ADANSON, M., 1757. — Histoire Naturelle du Sénégal. Coquillages, avec la relation abrégée d'un voyage fait en ce pays pendant les années 1749, 1750, 1751, 1752 et 1753.
- ANDREW, R. J., 1961. — The displays given by Passerines in courtship and reproductive fighting : a review. *Ibis*, **103** a, 315-338 et 549-579.
- BANNERMAN, D. A., 1949. — The birds of tropical West Africa. Crown agents for the colonies, London, vol. 7.
- 1953. — The birds of West and Equatorial Africa. London, vol. 2.
- BATES, G. L., 1930. — Handbook of the birds of West Africa. London.
- BEECHER, W. J., 1953. — A phylogeny of the oscines. *Auk*, **70**, 270-333.
- BENSON, C. W., 1953. — The breeding seasons of birds in the Rhodesia and Nyasaland. *Proc. XIII Intern. Orn. Congr., Ithaca*, 623-39.
- BOUET, G., 1943. — Les premières recherches ornithologiques au Sénégal faites par Michel Adanson. *Oiseau*, 9-28.
- BOURLIÈRE, F., 1959. — Lifespans of mammalian and bird populations in nature. In : The Lifespan of Animals. Ciba Foundation Colloquia on ageing, **5**, 90-103.
- CABANIS, J., 1847. — Ornithologische Notizen. *Arch. Naturgesch.*, 13.
- CHAPIN, J. P., 1917. — The classification of the weaver-birds. *Bull. Amer. Mus. Nat. History*, **37**, 243-280.
- 1954. — The birds of the Belgian Congo. Part IV. *Bull. Amer. Mus. Nat. History*, **75** B, 1-846.
- CHÉRET, M. L., 1960. — La vallée du Sénégal (tome de présentation). *Mission d'Aménagement du Sénégal*, 102 p. Tonéo.
- COLLIAS, N. E. et COLLIAS, E. C., 1964. — Evolution of nest — building in the weaver-birds (Ploceidae). *Univ. California publ. in Zool*, **73**, 1-162, 38 pl.
- CROOK, J. H., 1963. — Monogamy, polygamy and food supply. *Discovery*, 35-41.
- 1964. — The evolution of social organisation and visual communication in the weaver birds (Ploceinae). *Behaviour*, Suppl. **10**, 1-178, 20 pl.
- DAVIS, D. E., 1955. — Breeding biology of birds. In : Wolfson, A. — Recent studies in avian biology. Univ. Illinois Press, Urbana, 264-308.
- DELAOUR, J., 1943. — A revision of the subfamily Estrildinae of the family Ploceidae. *Zoologica*, **28**, 2, 69-81.
- DISNER, H. J., 1961. — An experimental study of the internal rhythm of reproduction in the red-billed Dioch *Quelea quelea* by means of photo-stimulation, with a note on melanism induced in captivity. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, **136**, 123-129.
- et al. 1959. — Duration of the regeneration period of the internal reproductive rhythm in a xerophilous equatorial bird, *Quelea quelea*. *Nature*, **184**, 1659-1660.
- DUHART F. et DESCAMPS, M., 1963. — Notes sur l'avifaune du Delta central nigérien. *Oiseau*, **33**, n° sp., 1-107.
- EISNER, E., 1961. — The behaviour of the Bengalese finch in the nest. *Ardea*, **49**, 51-69.
- ETCRECOFAR, R. D. et HUE, F., 1964. — Les oiseaux du Nord de l'Afrique. Paris, 1964.
- FARNER, S., 1955. — Birdbanding in the study of population dynamics. In : Wolfson. Recent studies in avian biology. Univ. Illinois Press, Urbana, 397-449.
- FRIEDMANN, H., 1950. — The breeding habits of the weaverbirds. A study in the biology of behavior patterns. *Ann. Rept. Smithsonian Institut. for 1949*, 293-316.

- 1960. — The Parasitic Weaverbirds. *Smithsonian Institut. Bull.* **223**, 1-196, 16 pl.
- 1963. — Host relations of the parasitic Cowbirds. *Smithsonian Institut. Bull.* **233**, 1-275.
- FRIITH, H. J., et TILT R. A., 1959. — Breeding of the Zebra Finch in the Murrumbidgee irrigation area, New South Wales. *Emu*, **59**, 289-295.
- FRY, C. H., 1966. — The ecological distribution of birds in Northern Guinea Savanna, Nigeria. *Ostrich*, Suppt. 6, *Proc. Second pan-african orn. Congress*, Pietermaritzburg, 1964, 335-336.
- GOODWIN, D., 1959. — Observations on Blue-breasted Waxbills. *Avicult. Mag.*, **65**, 149-169.
- 1960. — Observations on Avadavats and Goldenbreasted Waxbills. *Avic. Mag.*, **66**, 174-199.
- 1962. — Some notes on my Blue-headed Wawbills. *Avicult. Mag.*, **68**, 117-128.
- 1964. — Observations on the dark fire-finch, with some comparisons with Jameson's fire-finch. *Avic. Magazine*, 80-105.
- 1965. — A comparative study of captive blue waxbills (Estrildidae). *Ibis*, **107**, 285-315.
- GRASSÉ, P. P., 1950. — *Traité de Zoologie*. Paris, XV, Oiseaux, 1164 p.
- HALL, M. F., 1962. — Evolutionary aspects of Estrild Song. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, **8**, 37-55.
- HAMILTON, W. J. et ORIANS, G. H., 1965. — Evolution of brood parasitism in altricial birds. *Condor*, **67**, 361-381.
- HARRISON, C. J. O., 1956. — Some fire-finches and their behaviour. *Avicult. Mag.*, **62**, 4, 128-141.
- 1957. — Notes on the dark fire-finch. *Avicult. Mag.*, **63**, 128-131.
- 1960. — Some taxonomic characteristics of the genus *Lagonosticta*. *Bull. B.O.C.*, **80**, 28-31.
- 1962. — An ethological comparison of some waxbills (Estrildini) and its relevance to their taxonomy. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, **139**, 261-282.
- 1962. — Solitary song and its inhibition in some Estrildidae. *J. Orn.*, **103**, 369-379.
- 1963/a. — Spotted patterns in Estrildidae. *Ibis*, **105**, 145-155.
- 1963/b. — The taxonomic position of the crimson finch and the red-browed finch. *Emu*, **63**, 48-56.
- 1967. — Apparent zoogeographical dispersal patterns in two avian families — *Bull. B.O.C.*, **87**, 49-56 et 63-72.
- HEIM de BALSAC, H. et MAYAUD, N., 1962. — Oiseaux du Nord Ouest de l'Afrique. *Encyclopédie Orn.*, X, p. 386.
- HICKEY, J. J., 1952. — Survival studies of banded birds. *U.S. Dept. Int. Fish and Wildlife serv., Spec. scient. Report, Wildlife n° 15*, 1-177.
- IMMELMANN, K., 1960. — Contributions to the biology and ethology of the red-eared firetail (*Zonneginthus ocellatus*). *West. Australian Naturalist*, **7**, 142-160.
- 1962. — Beiträge zu einer vergleichenden Biologie australischer Prachtfinken (Spermerstidae). *Zool. Jb. Syst.*, **90**, 1-196.
- 1963/a. — Tierische Jahresperiodik in ökologischer Sicht. *Zool. Jb. Syst.*, **91**, 91-200.
- 1963/b. — Drought adaptations in Australian desert birds. *Proc. XIII Intern. Orn. Congr.*, Ithaca, 649-665.
- 1966. — Ecology and behaviour of African and Australian Grassfinches. A comparison. *Ostrich*, Suppt. 6, *Proc. Second pan-african Orn. Congress*, Pietermaritzburg, 1964, 371-379.
- 1967. — Untersuchungen zur endogenen und exogenen Steuerung der Jahresperiodik afrikanischer Vögel. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in Heidelberg*, 340-357.
- 1968. — Zur biologischen Bedeutung des Estrildidengesanges. *J. für Ornithologie*, **109**, 294-299.
- IMMELMANN, K. und IMMELMANN, G., 1967. — Verhaltensökologische Studien an afrikanischen und australischen Estrildiden. *Zool. Jb.*, **94**, 609-686.
- JOHNSTON, R. F., 1956. — Population structure in salt marsh song sparrows. Part 2 : Density, age, structure and maintenance. *Condor*, **58**, 254-272.
- KEAST, J. A. et MARSHALL, A. J., 1954. — The influence of drought and rainfall on reproduction in Australian desert birds. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, **124**, 493-99.
- KLEIVER, H. N., 1951. — The population ecology of the great Tit, *Parus m. major*. *Ardea*, **39**, 1-135.
- KUNKEL, P., 1959. — Zur Verhalten einiger Prachtfinken (Estrildinae). *Z. Tierpsych.*, **16**, 302-350.
- 1966. — Quelques tendances adaptatives du comportement de certains oiseaux tropicaux. *Chron. I.R.-S.A.C.*, **1**, 3, 29-37.
- LAENEN, J., 1949-50. — Contribution à l'étude de la faune ornithologique du Sahara et du Hoggar. *Alauda*, 17-18, 95-102 et 169-79.

- LACK, D., 1954. — The natural regulation of animal numbers. Clarendon Press, Oxford, viii + 343 p.
- 1960. — Population studies of birds. Clarendon Press, Oxford, 341 p.
- 1968. — Ecological adaptations for breeding in birds. London, vii + 409 p.
- LINSDALE, J. M., 1938. — Environmental response of Vertebrates in the Great Basin. *Amer. Midland Naturalist*, **19**, 1-206.
- MALCY, P., 1962. — La faune avienne du Mali (Bassin du Niger). *Oiseau*, **32**, n° sp., 1-81.
- MARSHALL, A. J. et DISNEY, H. J. de S., 1956. — Photostimulation of an equatorial bird (*Quelea quelea* L.). *Nature*, **177**, 143-47.
- MARSHALL, A. J. et SERVENTY, D. L., 1958. — The internal rhythm of reproduction in xerophilous birds under conditions of illumination and darkness. *J. exp. Biol.*, **35**, 606-670.
- MILLER, A. H., 1959. — Reproductive cycles in an equatorial sparrow. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **45**, 1095-1100.
- 1961. — Molt cycles in equatorial andean sparrows. *Condor*, **63**, 143-161.
- 1962. — Bimodal occurrence of breeding in an equatorial sparrow. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **48**, 369-400.
- MITCHELL, I. G., 1962. — The taxonomic position of the crimson Finch. *Emu*, **62**, 115-125.
- MOÛEAU, R. E., 1951. — The breeding seasons of African birds. I. Land birds. *Ibis*, **92**, 223-67.
- MOREL, G., 1959. — Le parasitisme de *Lagonosticta senegal* (L.) par *Hypochera chalybeata* (Müller). *Ostrich*, Suppl. 3, *Proc. First pan-african Orn. Congress*, 157-59.
- MOREL, G., 1967. — Contribution à la synécologie des oiseaux du Sahel sénégalais. *Th. Doct. Etat.*, Paris, 1968, *Mémoires O.R.S.T.O.M.*, **29**, 1-179.
- MOREL, M. Y., 1964. — Natalité et mortalité dans une population naturelle d'un passereau tropical : le *Lagonosticta senegal*. *Terre et Vie*, **111**, 436-451.
- 1967. — Les oiseaux tropicaux élèvent-ils autant de jeunes qu'ils peuvent en nourrir ? Le cas du *Lagonosticta senegal*. *Terre et Vie*, **114**, 77-82.
- MOREL, G. et MOREL M. Y., 1955. — Au sujet du parasitisme de *Lagonosticta senegal* par *Hypochera chalybeata*. *Alauda*, **23**, 281.
- 1962. — La reproduction des oiseaux dans une région semi-aride : La Vallée du Sénégal. *Alauda*, **30**, 161-203 et 241-269.
- MOYNIHAN, M. et HALL, M. F., 1954. — Hostile, sexual and other social behaviour patterns of the Spinefinch (*Lonchura punctulata*) in captivity. *Behaviour*, **7**, 33-76.
- NEUNZIG, R., 1929. — Zum Brutparasitismus der Viduiner. *J. Orn.*, **77**, 1-21.
- NICE, M. M., 1937. — Studies in the life history of the song sparrow I. A population study of the song sparrow. *Trans. Linnean Soc. N. Y.*, **4**, 1-247.
- 1943. — II. The behavior of the song sparrow and other Passerines. *Trans. Linnean Soc. N. Y.*, **6**, 1-328.
- NICOLAI, J., 1964. — Der Brutparasitismus der Viduinae als ethologisches Problem. Prägnanzphänomene als Faktoren der Rassen — und Artbildung. *Z. für Tierpsychologie*, **21**, 129-204.
- OXSCHE, A., et al., 1963. — The hypothalamo-hypophysial neurosecretory system of the zebrafinch, *Taeniopygia castanotis*. *Z. Zellforschung*, **58**, 846-914.
- PAYNE, R. B., 1967. — Interspecific communication signals in parasitic birds. *Amer. Natur.*, 363-375.
- PAYNE, R. B. et PAYNE, K., 1967. — Cuckoo hosts in southern Africa. *Ostrich*, 135-143.
- PINOWSKI, J., 1968. — Fecundity, mortality, numbers and biomass dynamics of a population of the tree sparrow (*Passer m. montanus* L.). *Ekologia polska — Sér. A.*, **16**, 1-58.
- REICHNOW, A., 1905-1905. — Die Vögel Afrikas. Neudamm, t. 3.
- RIBAUT, J. P., 1964. — Dynamique d'une population de Merles noirs *Turdus merula* L. *Rev. suisse Zool.*, **71**, 815-902.
- ROCHEBRUNE, A. T. de, 1884. — Faune de la Ségambie. Oiseaux Paris, 1 vol.
- ROMANOFF, A. L. et ROMANOFF, A. J., 1949. — The avian egg. New York, 1-918.
- ROYAMA, T., 1966. — Factors governing feeding rate, food requirement and brood size of nestling Great Tits *Parus major*. *Ibis*, **108**, 313-347.
- SCLATER, W. L., 1930. — Systema avium aethiopicarum. A systematic list of the Ethiopian region. *B.O.U.*, **2**, p. 791.

- SHARPE, R. B., 1890. Catalogue of the birds in British Museum. London, vol. 13, p. 273.
- SHELLEY, G. E., 1905. — The birds of Africa, comprising all the species which occur in the aethiopian region. London, vol. 4, p. 256.
- SKUTCH, A. F., 1949. — Do tropical birds rear as many young as they can nourish? *Ibis* **91**, 430-455.
- 1966. — A breeding bird census and nesting success in Central America. *Ibis*, **108**, 1-16.
- 1967. — Adaptive limitation of the reproductive rate of birds. *Ibis*, **109**, 579-599.
- SNOW, D. W., 1958. — A study of blackbirds. Allen, London, 192 p.
- 1962. — A field study of the Black and White Manikin, *Manacus manacus* in Trinidad. *Zool.*, **47**, 65-104.
- SNOW, D. W., et SNOW B. K., 1963. — Breeding and the annual cycle in three Trinidad thrushes. *Wilson Bull.*, **75**, 27-41.
- 1964. — Breeding seasons and annual cycles of Trinidad Land-birds. *Zool.*, **49**, 1-39.
- SPARKS, J. H., 1963/a. — Social grooming in animals. *New Scientist*, **19**, 235-237.
- 1963/b. — The plumage of the red avadavat (*Amandava amandava*) and its effect upon contact behaviour. *Ibis*, **105**, 558-61.
- 1964. — Flock structure of the red avadavat with particular reference to clumping and allopreening. *Anim. Behav.*, **12**, 125-136.
- STEINER, H., 1955. — Das Brutverhalten der Prachtfinken, Spermestidae als Ausdruck ihres Selbständigen Familiencharakter. *Acta XI Congress Intern. Orn.*, 350-55.
- 1960. — Klassifikation der Prachtfinken, Spermestidae auf Grund der Raschezeichnung ihrer Nestlinge. *J. Orn.*, **101**, 92-112.
- THAPLIYAL, J. P. et TEWARY, P. D., 1964. — Effect of light on the pituitary, gonad and plumage pigmentation in the avadavat (*Estrilda amandava*) and Baya Weaver (*Ploceus philippinus*). *Proc. Zool. Soc.*, London, **142**, 67-71.
- 1964. — Effect of ninehour short days on the sexual cycles of Male Munia, *Estrilda amandava*. *Proc. XVI Int. Congr. Zool.*, Washington, 1963, **2**, 140.
- SAXENA, R. N., 1964. — Absence of a refractory period in the Common Weaver-bird. *Condor*, **66**, 199-208.
- TRAYLOR, M. A., 1966. — Relationships in the Comhassous (Subgen. *Hypochoera*). *Ostrich*, Suppt. 6, *Proc. sec. pan-african Orn. Congress*, Pietermaritzburg, 1964, 57-74.
- VIEILLOT, L. P. J., 1790. — Histoire naturelle des plus beaux oiseaux chanteurs de la zone torride. Paris.
- WARD, P., 1965. — The breeding biology of the black-laced Dioch *Quelea quelea* in Nigeria. *Ibis*, **107**, 326-349.
- WELTRY, J. C., 1963. — The life of birds. Saunders, Philadelphia, xiii + 546 p.
- WOLTERS, H. E., 1944. — Ueber den Taxonomischeuwert der weisen « Tropfenfleckung » bei den Estrildinen. *Orn. Uber.*, **52**, 27-29.
- 1957/a. — On the genus *Estrilda* Swainson and *Lagonosticta* Cabanis. *Bull. B.O.C.*, **77**, 62-63.
- 1957/b. — Die Klassifikation der Webfinken (Estrildinae). *Bonner. Zool. Beitr.*, **8**, 90-129.
- 1966. — On the relationships and generic limits of African Estrildinae. *Ostrich*, suppt. 6, *Proc. Sec. Pan-african Orn. Congress*, Pietermaritzburg, 1964, 75-81.
- WYNN-EDWARDS, V. C., 1962. — Animal dispersion in relation to social behaviour. Edinburgh and London, vii + 657 p.



ADDENDUM

- BAKER, J. R., 1938. - The evolution of breeding seasons. In « Evolution », Clarendon Press, Oxford.
- GAUSE, G. F., 1934. - The struggle for existence. Baltimore.
- GOODWIN, D., 1971. - Imprinting or otherwise, in some crossfostered red-cheeked and blue-headed cordon-bleus (*Uraeginthus bengalus* and *U. cyanocephalus*). *Avic. Mag.*, **77**, 26-31.
- HALD-MORTENSEN, P., 1970. - A new subspecies of the Senegal Fire finch (*Lagonosticta senegala* L.) from West Africa. *Dansk Ornithologisk Forenings Tidsskrift*, **64**, 113-117.
- HARRISON, C.J.O., 1967. - Apparent zoogeographical dispersal patterns in two avian families, *Bull. B.O.C.*, **87**, 63-72.
- KUNKEL, P., 1967. - Displays facilitating sociability in waxbills of the genera *Estrilda* and *Lagonosticta* (fam. Estrildidae). *Behaviour*, **29**, 237-61.
- MARLER, P. et HAMILTON, H. W. J., 1967. - Mechanisms of animal behavior. John Wiley & Sons, New York, 1-774.
- PAYNE, R. B., 1968. - Mimicry and relationships in the indigobirds or Combassous of Nigeria. *Nigerian Ornithologists' Soc. Bull.*, **5**, 19, 57-60.
- PAYNE, R. B., 1969. - Overlap of breeding and molting schedules in African birds. *Condor*, **71**, 140-145.
- WHITE, C. M. N., 1963, A revised check list of African flycatchers, tits, tree creepers, sunbirds, white-eyes, honey-eaters, buntings, finches, weavers and waxbills. Government Printer, Lusaka, 172-173 et 201-202.
- WOLF, L. W., 1969. - Breeding and molting periods of the Andean Sparrow. *Condor*, **71**, 212-19.

PLANCHES



1. Un mâle Anarante apporte une feuille à son nid en construction dans un nichoir placé dans la cour de la Station d'Ornithologie (les ponctuations latérales sont bien visibles sur le corps de l'oiseau). (Cl. M.-Y. Morel)





2. Un Amarante arrive devant son nid (nid fermé construit dans une haie de Prosopis).

(Cl. M. Y. Morel)



3. Nid fermé construit à terre dans le Parc des Eaux-et-Forêts.

(Cl. M.-J. Morel)





4. Habitations traditionnelles où les Amarantes nichent volontiers.
Les nids construits dans les toitures de ces maisons furent réoccupés plusieurs années de suite.

(Cl. M.-Y. Morel)



5. Nid en coupe d'Amarante construit dans un haagar.
Le nid contient 4 poussins aux marques lucrates bien visibles. Sur les bords de la coupe, les fécès.
(Cl. M.-Y. Morel)





6. Nid fermé construit dans un nichoir. Noter l'emplacement resté libre, correspondant à l'entrée du nichoir et la forme du nid, fermé bien qu'il y ait au-dessus le toit du nichoir. (Cl. M.-Y. Morel)



7. Un Amaranthe surveille de son nid.

(Cl. M.-A. Morel)



8. Quelques Amaranthes picorant à terre.

(Cl. M.-Y. Morel)





9. Posture de demande de nourriture chez deux poussins *Amarantes* âgés de quatre jours.

(Cl. M.-Y. Morel)





10. Marques buccales d'un jeune poussin Amarante âgé d'une douzaine de jours. (Cl. M.-Y. Morel)